SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

45 fr
2
1082
A. Dr
49811

MÉMOIRE

SUR

L'ORGANISATION ET LE DÉVELOPPEMENT

107
pl

DE LA

COMATULE DE LA MÉDITERRANÉE

(ANTEDON ROSACEA, LINCK)

PAR

M. EDMOND PERRIER

Professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

AVEC 10 PLANCHES HORS TEXTE

SMITHSONIAN
NOV 7 1988
LIBRARIES

I II

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon

EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

—

1886

QL
384
C8P45
1886
ptie 1-2
Invert.
Zool.

MÉMOIRE

SUR

L'ORGANISATION ET LE DÉVELOPPEMENT

DE LA

COMATULE DE LA MÉDITERRANÉE

(ANTEDON ROSACEA, LINCK)

PAR

M. EDMOND PERRIER

Professeur au Museum d'Histoire naturelle.

AVEC 10 PLANCHES HORS TEXTE

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon

EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

—

1886

Smithsonian Institution
APR 16
200764
National

MÉMOIRE

SUR

L'ORGANISATION ET LE DÉVELOPPEMENT

DE LA

COMATULE DE LA MÉDITERRANÉE

(ANTEDON ROSACEA, LINCK)

INTRODUCTION

Des efforts considérables ont été faits par les naturalistes les plus éminents pour constituer une morphologie générale des Échinodermes ; rien d'absolument satisfaisant n'a été obtenu jusqu'ici.

En étudiant les nombreux représentants de cet embranchement du Règne animal qui ont été recueillis durant les expéditions françaises de dragage du *Travailleur* et du *Talisman*, je devais naturellement essayer de reprendre à l'aide de faits nouveaux les points encore discutés de cette morphologie ; mais je ne pouvais espérer tirer de mes études tout le parti possible qu'à la condition d'avoir au préalable acquis la connaissance complète d'un type qui pût, en toutes circonstances, me fournir des termes précis de comparaison. Malgré les beaux travaux de Johannes Müller, de Sars, de F. Dujardin, de Wyville Thomson, de William Carpenter,

d'Alexandre Agassiz, de Selenka, de Götte, aucun Échinoderme n'a été suivi jusqu'ici dans tous les détails de son développement. Les larves vagabondes meurent vite quand on les tient en captivité ; on a bien étudié leur développement jusqu'au moment où l'Échinoderme commence à se montrer ; mais l'évolution des organes jusqu'à l'époque où le jeune Oursin, la jeune Étoile de mer, peuvent être considérés comme adultes n'a pas été suivie. Il en résulte qu'on ne sait presque rien sur le développement et la signification de ce qu'on appelle habituellement l'appareil vasculaire ; que ses rapports morphologiques avec le système des canaux ambulacraires sont contestés ; que l'on ignore absolument ce que peut être l'organe qui chez les Oursins, les Étoiles de mer et les Comatules a si fréquemment été donné pour un cœur, jusqu'à ces dernières années, et se trouve encore souvent indiqué comme tel, malgré les travaux qui ont montré qu'on ne saurait y voir un centre circulatoire ni chez les Oursins, ni chez les Étoiles de mer, ni chez les Ophiures. On n'est pas plus avancé relativement à l'origine des glandes génitales ; les opinions les plus diverses ont été émises relativement au système nerveux des Étoiles de mer et des Crinoïdes, et l'on n'est même pas d'accord sur la signification des diverses cavités dans lesquelles leur corps se divise. Toutes ces difficultés ne pouvaient être levées que par une étude complète du développement et de l'organisation d'une forme déterminée d'Échinodermes ; j'ai choisi pour ce travail la Comatule de la Méditerranée (*Antedon rosacea*, Linck), sur laquelle j'avais fait à diverses reprises quelques recherches qui ne m'avaient que médiocrement satisfait.

J'en avais vu assez pour être certain qu'il restait encore beaucoup à ajouter à ce qu'on savait ; je ne soupçonnais pas cependant à quel point des recherches approfondies, poursuivies sur tous les âges de la Comatule commune, m'amèneraient à modifier les idées que l'on s'était faites relativement à cet animal.

En dehors de ces considérations, parmi toutes les monographies d'Échinodermes qui pouvaient être entreprises, celle de la Comatule s'imposait pour d'autres raisons théoriques.

Un haut intérêt s'attache à la connaissance de ces Crinoïdes, qui ont

jadis joué un rôle si considérable dans la faune marine du globe et qui ont aujourd'hui presque disparu. Il y a bien des raisons de croire — nous le montrerons au cours de ce travail — que de ces Échinodermes fixés au sol sont issues toutes les formes libres que nous connaissons. S'il en est ainsi, les dispositions anatomiques que l'on observe chez les Oursins, les Holothuries, les Étoiles de mer et les Ophiures, le mode de formation même de leurs organes, ne sont explicables qu'à la condition de bien connaître l'organisation et la physiologie des Crinoïdes.

On peut objecter, à la vérité, que les Comatules sont déjà des Crinoïdes très modifiés, et que mieux vaudrait s'adresser à quelque Crinoïde fixé, *Pentacrinus*, *Rhizocrinus* ou *Bathycrinus*, par exemple. Mais la grande profondeur à laquelle vivent ces animaux s'opposera probablement très longtemps à ce qu'on puisse avoir des notions très exactes sur leur développement. D'autre part, la ressemblance entre l'organisation des Comatules et celle des Pentacrines est telle que la connaissance exacte de l'une des deux formes entraine forcément celle de l'autre ; à cela près que certaines dispositions du prétendu « appareil circulatoire » des Comatules ne peuvent s'expliquer — si l'on admet l'indépendance généralogique des formes organiques — qu'en supposant que ces animaux reproduisent exactement le plan de structure des Crinoïdes fixés, et — si l'on admet l'hypothèse de la descendance — qu'en supposant que les Comatules, issues des Pentacrines, présentent encore des traits d'organisation dont la raison d'être se trouve dans l'existence, chez les ancêtres de ces Échinodermes, d'un pédoncule bien développé. De toute façon, une connaissance exacte des Comatules équivaut à une connaissance exacte des Pentacrines : les deux types peuvent s'éclairer l'un par l'autre ; mais une étude complète de l'un d'entre eux suffit pour donner une base solide à la morphologie des autres Échinodermes.

La manière dont s'accomplit le développement embryogénique des Comatules les recommande encore à l'étude d'une façon toute particulière. Les œufs demeurant fixés à la mère jusqu'à la complète constitution des larves, celles-ci ne menant qu'une existence libre de courte durée, la forme larvaire fondamentale n'est pas masquée par le développement des appa-

reils d'adaptation, qui donnent une apparence si bizarre aux larves d'Oursins, d'Ophiures et d'Étoiles de mer.

Le développement s'accomplit dans des conditions très voisines des conditions normales : tous les organes de la larve passent graduellement à l'animal adulte, qui résulte ainsi d'une simple métamorphose.

Cette métamorphose est elle-même entièrement semblable à celle qui s'accomplit chez les animaux dont les larves se fixent de telle façon que les orifices de leur tube digestif soient plus ou moins soumis vers leur support. La paroi du corps qui porte ces orifices, le tube digestif tout entier, subissent un changement d'orientation qui ramène les orifices vers le pôle libre de la larve, vers le pôle le plus éloigné du support. Ce mouvement de rotation qu'on observe dans la métamorphose des larves de Pédicellines et de Loxosomes, dans celle des têtards des Ascidies et des larves cypridiennes des Cirripèdes, est seulement simplifié chez les Comatules par la disparition momentanée de la bouche et la formation tardive de l'anus, comme il est simplifié chez les Bryozoaires cœtoproctes par l'état rudimentaire où demeure le tube digestif de la larve. A part cette sorte d'altération de l'organisme larvaire, résultat d'une *accélération embryogénique* qui le rend impropre à mener longtemps une vie indépendante, mais prépare la métamorphose qu'elle aura à subir après la fixation, la larve de Comatule demeure, pendant tout le reste de son développement, un organisme complet puisant au dehors ses aliments, menant une existence entièrement indépendante ; les formes qu'elle revêt se laissent sans difficulté comparer aux formes adultes de certains Crinoïdes fixés ; tant qu'elle est dépourvue de bras, elle est de tout point assimilable à un *Cystidé ;* plus tard, lorsqu'elle n'a point encore de cirres et ne possède que des bras peu développés, elle rappelle les Crinoïdes voisins des *Bourguetticrinus ;* enfin, l'apparition des cirres en fait presque un *Pentacrinus*.

Il est vraisemblable que ces ressemblances ne sont pas seulement extérieures et que les Comatules, au cours de leur évolution embryogénique, reproduisent transitoirement plusieurs dispositions organiques qui ont été réalisées chez divers Crinoïdes adultes, aujourd'hui disparus. Ce sont les

seuls Échinodermes chez qui on observe des phases successives aussi nettement tranchées, et cela suffit à recommander tout particulièrement leur étude au point de vue de la morphologie de l'embranchement du Règne animal auquel elles appartiennent.

Les larves de Comatules demeurent, pendant la plus grande partie de leur développement, soit adhérentes aux pinnules de la mère, soit fixées aux corps submergés, tels que les algues, les polypes de Bryozoaires ou d'Hydraires, les tubes d'Annélides, etc.

Cela permet d'en obtenir des séries de tous les âges en aussi grand nombre que l'on veut, sinon facilement, du moins sûrement. Il n'en est pas ainsi pour les larves libres de la plupart des Oursins, des Holothuries, des Stellérides et des Ophiures. A la vérité, quelques-uns de ces animaux gardent leurs larves dans une poche incubatrice spéciale où l'on peut s'en procurer un grand nombre à l'époque de la reproduction ; mais si ce mode de gestation, en débarrassant les larves de tous leurs organes transitoires d'adaptation, a l'avantage de les ramener à une forme simple, en quelque sorte schématique, qui permet de rattacher aisément à un même type les larves si différentes des Échinodermes, il coïncide avec une telle accélération embryogénique, qu'on ne peut espérer obtenir de l'étude de ces larves d'importants renseignements morphologiques. L'avantage demeure donc aux larves de Comatules.

Grâce à l'inépuisable obligeance de M. le Dr Camille Viguier, professeur à l'École supérieure des Sciences d'Alger, j'ai pu avoir à Paris, et étudier dans mon laboratoire du Muséum, autant de larves fixées d'*Antedon rosacea*, Linck, que je l'ai désiré. Ces larves arrivent dans un état parfait de conservation, si l'on prend au départ des soins convenables qu'il n'est pas inutile de faire connaître.

M. Viguier a successivement essayé de tuer les jeunes larves fixées de Comatules dans l'acide osmique faible, dans l'acide picrique, dans l'alcool absolu, dans le sublimé corrosif, qui nous avait donné en 1870 et 1872 de bons résultats pour l'étude des bras des Comatules adultes ; les animaux étaient ensuite expédiés soit dans de l'alcool absolu, soit dans de l'alcool

ordinaire. Tous ces procédés conservent suffisamment le tissu conjonctif qui forme les parois du corps et la trame vivante dans les mailles de laquelle se déposent les axes calcaires du pédoncule et des bras ; mais les épithéliums et les parois du tube digestif me sont constamment arrivés plus ou moins altérés. En somme, les meilleurs résultats que j'ai obtenus m'ont été fournis par des animaux qui avaient été tués dans de l'alcool à 24°, expédiés dans de l'alcool à 36° et successivement placés à Paris dans de l'alcool à 40° et dans de l'alcool absolu. On obtient ainsi une fixation suffisante des éléments au moment de la mort ; la déshydratation se fait ensuite lentement, sans altérer sensiblement les tissus, dont il est possible d'étudier la structure dans tous ses détails.

Naturellement, c'est au moyen de coupes que la plupart de mes recherches ont été faites. Les larves et les Comatules adultes étaient lentement décalcifiées par de l'acide chlorhydrique ajouté à l'alcool à 36° dans lequel elles étaient conservées ; après un lavage soigneux à l'alcool, destiné à enlever les dernières traces d'acide, elles étaient colorées au moyen d'éosine soluble dans l'alcool. Il est indispensable, pour obtenir une coloration durable, qu'il ne reste pas d'acide dans la préparation ; sans cela l'éosine passe en quelques jours au brun sale, et presque tous les avantages de la coloration disparaissent. Il n'y a lieu, du reste, de recommander l'éosine qu'en raison de la facilité avec laquelle elle se manie et de la beauté, au moins momentanée, des colorations qu'elle produit ; le carmin boracique et l'érythroxyline donnent des préparations dont les teintes sont plus durables ; le vert de méthyle ne m'a donné que les plus médiocres résultats.

Un grand nombre de mes coupes ont été faites au 1/100 de millimètre ; mais il n'est pas toujours nécessaire, et il est parfois mauvais, d'étudier des coupes aussi minces ; je me suis souvent bien trouvé, pour les Comatules d'une certaine taille et quand il s'agissait surtout de déterminer les rapports des organes, de coupe ayant 1/50 ou même 1/40 de millimètre d'épaisseur.

Je me suis attaché à obtenir, pour chacun des âges successifs, des séries complètes de coupes à travers le même individu ; ces coupes, rangées

dans leur ordre, numérotées et collées à la gomme laque sur des lames de verre, ont toutes été conservées dans le baume de Canada. Bien qu'une seule série de bonnes coupes suffise théoriquement pour obtenir la constitution complète de l'individu dans lequel elles ont été faites, il est, en réalité, indispensable de pouvoir étudier des coupes faites dans plusieurs directions. J'ai presque toujours combiné des coupes parallèles au plan vertical passant par le centre de la bouche et de l'anus avec des coupes horizontales. Le plan ano-buccal contient en entier l'organe que Ludwig nomme l'*organe dorsal*, et en permet une étude détaillée; les coupes horizontales facilitent particulièrement l'étude des canaux que Ludwig considère comme un appareil vasculaire. Plusieurs de ces vaisseaux décrivent des tours de spire presque horizontaux et se trouvent dès lors compris en grande partie dans l'une ou l'autre des coupes d'une même série. Il suffit, en général, pour étudier les bras, les pinnules et les cirres, de les couper perpendiculairement à leur longueur.

Il est presque superflu de faire remarquer que la méthode des coupes permet seule de faire d'une manière approfondie l'étude des animaux qui nous occupent, et sur lesquels ni l'anatomie fine, ni les injections, ni l'étude par transparence ne sauraient réussir. Je me dispenserais de cette remarque, si la méthode des coupes ne paraissait encore tenue en France dans une injuste suspicion par quelques maîtres éminents. Il serait certainement ridicule de l'employer pour étudier les dispositions générales du système nerveux, de l'appareil circulatoire, de l'appareil digestif ou même de l'appareil génital des Vers annelés, des Mollusques, des Arthropodes, des Holothuries et des Oursins; elle oblige à des reconstitutions pénibles et ne montre qu'après un long travail des rapports qu'un seul coup d'œil permet de constater après une dissection bien conduite, ou une injection réussie. Mais quand il s'agit d'animaux dont les organes sont multiples, délicats et enchevêtrés les uns dans les autres; quand il s'agit d'êtres sur lesquels ne sauraient avoir de prise ni les pinces, ni les ciseaux, ni les pointes à injection les plus effilées, elle lève toutes les difficultés et permet la solution complète de problèmes que l'on pouvait croire pour toujours ina-

bordables. Elle seule a rendu possible cette embryogénie si précise qui permet de suivre dans toutes leurs modifications toutes les cellules issues d'un œuf, d'établir nettement la situation de tous les tissus, de tous les organes, sans qu'aucun doute puisse subsister sur leur origine et leurs transformations. Or, l'embryogénie ne peut devenir scientifique qu'à la condition d'être ainsi comprise, qu'à la condition de ne pas tolérer la moindre lacune dans la série de ses recherches.

Nous avons essayé de nous rapprocher autant que possible de ce programme ; nous nous sommes efforcé de présenter une histoire complète du développement et de l'organisation des Comatules. Ces recherches méthodiques nous ont conduit à des résultats d'une telle netteté, qu'ils paraissent, on nous permettra de le dire, indiscutables, bien qu'ils diffèrent profondément de ceux auxquels se sont arrêtés nos devanciers. Nous devons, avant tout, montrer quelles données étaient jusqu'ici dans la science, et, au prix de quels beaux travaux, tout erronées qu'elles soient, elles avaient été obtenues.

HISTORIQUE

Le premier Pentacrine connu est celui de la collection Boisjourdain, rapporté, vers le milieu du XVIII[e] siècle, par un officier de marine qui en ignorait la provenance. On le crut d'abord originaire de la mer des Indes. En 1755, Guettard décrivit devant l'Académie des sciences un autre exemplaire appartenant au Muséum d'histoire naturelle de Paris, où il est encore (1). Il signalait un canal nourricier traversant les articles de la tige, les bras, les cirres et même les pinnules; il décrivait les facettes articulaires à cinq lobes des segments de la tige et la gouttière qui longe la face ventrale des bras et des pinnules ; il faisait, de plus, remarquer la ressemblance des bras des Encrines avec ceux du *Caput Medusæ cinereum* ou *brunneum*, de Linck, qui n'est autre chose qu'une Comatule. Mais il n'avait pas aperçu au centre du calice la bouche de l'animal et croyait avoir découvert à l'extrémité des pinnules et des tentacules une infinité de petits pores par lesquels l'animal se nourrissait. Il semblait donc que son Encrine était un véritable polype et n'avait avec les Comatules et autres Étoiles de mer qu'une ressemblance trompeuse. Cette ressemblance était cependant mieux précisée encore par Ellis (2), et surtout par Schweigger (3), par Miller (4) et par Fr.-S. Leuckart (5), qui regardent les Comatules comme des Encrines sans tige. Peu de temps auparavant, en 1816, Lamarck, à l'exemple de Linné, plaçait encore cependant les Encrines parmi les Corallines et les Comatules parmi les Échinodermes : il avait pris, sans aucun doute, les tentacules qu'on aperçoit sur les bras

(1) Guettard, Mémoires de l'*Académie royale des Sciences*, année 1755. Paris, 1761, page 224.

(2) Ellis — An account of an Encrinus or Starfish with a jointed stem — *Philosophical transactions*, vol. LII, p. II, p. 357.

(3) Beobachtungen auf naturhistorischen Reisen. Berlin, 1829.

(4) A natural History of the Crinoïden. Bristol, 1821.

(5) S. Leuckart, lettre à von Schlottheim, — Nachtrage zür Petrefactenkunde Abth. II. Gotha, 1823, p. 48, et Heusinger's Zeitschrift für org. Physik. III, p. 325.

pour des polypes très petits, et les décrit comme affectant une disposition analogue à celle des polypes plus grands des Ombellulaires et des Pennatules (1). Blumenbach et Cuvier (1817) rectifièrent enfin cette détermination.

Bien qu'Adams eut, en 1800, signalé chez les Comatules l'existence d'une bouche et d'un anus (2), Schweigger n'a pas aperçu la bouche de ces animaux et signale, ce que l'on sait être aujourd'hui, leur tube anal comme portant l'unique orifice de leur sac digestif. Fr.-S. Leuckart, au contraire, a bien vu la bouche et l'anus, de même que Meckel (3).

Heusinger (4) donne plus de détails sur l'organisation des Comatules. Il décrit les gouttières ambulacraires qui de la base des bras remontent jusqu'à la bouche en rampant sur les téguments qui forment le dôme du calice. Les bords de cette gouttière sont, suivant lui, denticulés, et l'animal peut les écarter ou les rapprocher. Dans l'un des cinq secteurs limités par la gouttière ambulacraire se trouve le tube anal. La bouche conduit dans un estomac arrondi qui communique lui-même avec l'intestin par un orifice muni de valvules. L'intestin est un canal circulaire qui décrit autour de l'estomac un peu plus d'un tour et vient s'ouvrir au dehors par le tube anal. Un sac entoure complètement les viscères, qui peuvent dès lors être facilement séparés de la coupe calcaire sur laquelle ils reposent. Au fond de cette coupe se trouve l'organe central de la circulation. C'est une sorte de canal annulaire d'où partent dix vaisseaux, cinq qui se ramifient dans l'intervalle des bras, cinq qui se rendent chacun au canal axial du bras correspondant et se prolongent jusque dans les pinnules. Il s'agit évidemment ici de ce que nous nommons l'organe cloisonné et des cordons qui occupent l'axe calcaire des bras et des pinnules. Quant aux vaisseaux intermédiaires, ce sont probablement des ligaments.

Savigny (5), Delle Chiaje (6), figurent ou décrivent sommairement les

(1) Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres, 2e édition, t. II page 651.

(2) Transact. of the Linn. Society, vol. V. Lond.

(3) Archiv für Physiologie, 1823, p. 470.

(4) Archiv für Physiologie, 1826, p. 317, et Zeitschrift für organische Physik, III, p. 366.

(5) Savigny — Description de l'Égypte — Échinodermes.

(6) Delle Chiaje — Memorie sulla Storia e Notomia degli Animali senza Vertebra—Napoli, 1829, vol. IV, p. 19, tab. LIII, fig. 8-13.

tentacules qui bordent la gouttière ambulacraire ; le dernier de ces auteurs les assimile aux pieds des Étoiles de mer et des Ophiures, et figure pour chaque rangée de tentacules un canal particulier; mais, comme le fait remarquer Johannes Müller (1), c'est là une erreur, et il n'existe qu'un seul canal ambulacraire, mais ce canal n'a pas été aperçu par Müller lui-même, qui le décrit cloisonné de place en place par une fine membrane longitudinale, et a pris pour lui la cavité supérieure des bras. Delle Chiaje croit aussi avoir vu, entre la bouche et l'anus, un organe correspondant à la plaque madréporique des autres Étoiles de mer; mais, comme l'a reconnu Müller, ce prétendu organe n'est autre chose que l'annélide parasite aujourd'hui bien connue sous le nom de Myzostome que lui donna Fr.-S. Leuckart en 1830 (2).

Les liens étroits déjà signalés par plusieurs auteurs entre les Pentacrines et les Comatules furent confirmés en 1827 par la découverte du *Pentacrinus Europæus*. John Thompson, qui rencontra ce petit animal dans la baie de Cork, crut d'abord avoir affaire à une forme réduite des véritables Encrines (3); c'est seulement en 1835 qu'il reconnut que sa petite Encrine n'était autre chose qu'une jeune Comatule (4). Sa description du *Pentacrinus europæus* est très précise; il y donne pour la première fois aux *pinnules* des bras le nom qui leur est resté. Il croyait ces pinnules ciliées chez le *Pentacrinus europæus*, mais les cils qu'il a vus au microscope ne sont autre chose que les tentacules déjà décrits par Savigny et Delle Chiaje, revus depuis, par de Blainville (5), et étudiés l'année suivante, en 1835, par Dujardin (6), qui les nomma *tentacules respiratoires*. Dujardin, comme de Blainville, attribuait en outre à ces tentacules un rôle dans la préhension des

(1) Mém. cité p. 181.

(2) Isis, 1830, p. 612.

(3) Memoir on the *Pentacrinus europæus* — Heusinger's Zeitschrift für organische Physik II, 55, t. V-VI.

(4) Jameson's new Edinburgh philosoph. Journal. 1836, janv. april, p. 296. Ce mémoire de Thompson a été lu, le 18 juin 1835, devant la *Société royale de Londres*, et il mentionne la position des ovaires dans les pinnules, mais il n'a paru qu'en 1836.

(5) De Blainville, Manuel d'Actinologie.

(6) L'Institut, 1835, page 129.

aliments; suivant lui, ils s'agitaient sans cesse de manière à produire dans l'eau un courant, qui précipitait les aliments vers la bouche. Ce courant existe réellement, mais il est dû aux cils vibratiles de la gouttière ambulacraire et non aux tentacules. De Blainville n'a pu voir la communication entre le tube digestif et le tube anal dont il fait, soit un orifice respiratoire, soit un organe de mouvement; il n'a pas réussi davantage à voir les ovaires. On doit à Dujardin et à Thompson d'avoir indépendamment reconnu la position de ces derniers, ou plutôt de leur partie située dans les pinnules. Dujardin décrit, en outre, comme des organes indépendants, des vésicules rouges qui se trouvent à la base des tentacules des bras et des pinnules et dont la couleur se fonce à l'époque de la maturation des ovaires. Ce sont les singuliers organes que Wyville Thomson regarde comme des glandes sécrétant le calcaire et que, ne sachant rien sur leur fonction, nous avons désignés sous le nom de *corps sphériques* dans notre *Mémoire sur l'anatomie et la régénération des bras de la Comatula rosacea* (1). Plus tard, dans son Histoire naturelle des Échinodermes (2), Dujardin revient sur ces « granules rouges » et compare leur structure à celle des grains de pollen; cette comparaison et l'intensité de couleur plus grande qu'il leur attribue au moment de la maturité des ovaires semblent indiquer que pour lui ces organes dépendaient de l'appareil génital; peut-être avait-il été tenté, quoiqu'il ne le dise pas explicitement, de les considérer comme des glandes mâles; mais les sexes sont séparés chez les Comatules et les testicules des mâles occupent exactement la même position que les ovaires des femelles.

Le professeur Edward Forbes, qui avait pourtant constaté que les testicules étaient bien réellement contenus dans les pinnules, veut, au contraire, que ces *corps sphériques* soient les ovaires (3). Cependant, dès 1836, John Thompson avait décrit la ponte des Comatules et vu leurs œufs sortir par un orifice arrondi du tégument des pinnules.

(1) Archives de Zoologie expérimentale, t. II, 1873.
(2) Dujardin et Hupé — Suite à Buffon de Rorets; Échinodermes.
(3) Forbes — History of British Starfish, 1841.

Ici se place le travail important de Johannes Müller.

Quoique ce Mémoire (1) soit spécialement consacré au *Pentacrinus Caput Medusæ*,il contient d'assez nombreux renseignements sur les Comatules. Ces deux animaux ont assez de ressemblance pour que Müller sût parfaitement que l'histoire des Pentacrines et celle des Comatules devaient mutuellement s'éclairer.

Müller insiste d'abord sur l'absence de muscles aussi bien dans la tige et les cirres des Encrines que dans les cirres des Comatules; bien que Thompson donne la tige des jeunes Comatules comme susceptible de mouvement, on ne peut déceler sûrement de muscles dans sa substance; il n'y a donc que les bras et les pinnules qui possèdent de véritables organes de mouvement. Le squelette calcaire ne s'accroît que par l'extérieur; les parties molles contiennent un plus ou moins grand nombre de spicules calcaires correspondant à ceux signalés déjà par Ehrenberg dans les téguments des Holothuries. Après avoir rappelé la figure étoilée que forment les facettes articulaires des articles de la tige, Müller suppose qu'un de ces articles s'est fendu en cinq parties, dont ces facettes occupent la région médiane, pour former la couronne des plaques basales sur lesquelles viennent s'articuler, en alternant avec elles, les plaques qui supportent les bras. Les figures ovales, en forme de feuille, qui marquent les facettes articulaires, sont dues à cinq tendons qui traversent la tige dans toute son étendue, mais sont peu visibles dans l'épaisseur des articles où ils s'incrustent de calcaire. Ces tendons manquent dans les bras et les pinnules. Ils contribuent à unir ensemble les articles de la tige entre lesquels se trouve encore interposée une substance interarticulaire formée de filaments régulièrement disposés en arcade.

L'axe de la tige est occupé par le canal décrit par Guettard. Au niveau de chaque verticille de cirres, ce canal envoie une ramification dans chaque cirre; arrivé dans le calice, il se divise en autant de branches qu'il

(1) Johannes Müller. — Ueber den Bau des Pentacrinus Caput-Medusæ. — *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin.* — 30 April 1840 und 13 Mai 1841 (paru en 1843).

y a de bras, et chacune de ces divisions occupe l'axe calcaire d'un bras. Ce canal, qui sert manifestement à la nutrition de la tige et de ses dépendances, est entouré d'une gaine cellulaire, en dehors de laquelle se trouverait une épaisse couche de fibres longitudinales suivie d'une couche même de fibres annulaires. Les nouveaux anneaux de la tige se forment au-dessous du calice.

Müller décrit ensuite la constitution du squelette du calice chez les Pentacrines et les Comatules. Chez les premiers, le calice comprend cinq basales, avec lesquelles alternent cinq rangées de trois radiales superposées qui portent les bras. Müller considère les basales comme absentes chez les Comatules. Les premières radiales sont unies par une suture aux basales chez les Pentacrines, à la pièce centro-dorsale chez les Comatules. Une articulation mobile avec interposition de substance élastique interarticulaire unit entre elles les radiales et celles-ci aux pièces brachiales; toutefois, chez quelques Comatules, cette articulation peut être remplacée par une suture entre la deuxième et la troisième radiales. Des muscles peuvent faire mouvoir les articulations les unes sur les autres.

Les pièces calcaires qui forment la partie solide des bras sont à peu près disposées comme des vertèbres et comprennent, comme ces pièces osseuses, un corps et des apophyses. Ces pièces, traversées par le canal issu du canal axial de la tige, sont convexes du côté dorsal, creusées en gouttière du côté ventral, celui qui est tourné vers la bouche. Chacune d'elles porte une pinnule, et une seule; la position des pinnules est alternativement à droite ou à gauche d'une pièce à la suivante; les apophyses servent à l'insertion des muscles; elles sont situées de chaque côté de la gouttière; il y en a deux du côté de la pinnule, qu'elles comprennent entre elles, une sur le côté opposé.

Certains articles, occupant une position fixe sur la longueur des bras, sont réunis non plus par une articulation ordinaire, mais par une sorte de suture que Müller nomme une *syzygie*. La surface articulaire des syzygies est plane, perpendiculaire à l'axe des bras, au lieu d'être oblique comme les autres; elle est marquée d'impressions régulières rayonnant autour du

canal axial. La position des zygygies peut contribuer à caractériser les espèces. De deux articles réunis par une syzygie, Müller nomme *hypozygal* celui qui est le plus rapproché du disque, *épizygal* celui qui en est le plus éloigné. Seul le segment épizygal porte une pinnule et les deux segments ne comptent que pour un dans le mode d'alternance des pinnules. Müller n'insiste pas davantage sur la fonction des syzygies.

Le périsome, la gouttière ambulacraire, les festons qui la bordent, les singulières traînées de *corps sphériques* qu'on rencontre chez tous les Crinoïdes sont bien décrits par Müller ; il signale les tentacules mobiles, garnis de papilles qui se trouvent de chaque côté des bras, mais leur mode particulier de groupement, que j'ai décrit en 1873, lui a échappé. Il n'a pas vu davantage que ces tentacules, dont il a cependant reconnu la cavité, s'ouvrent dans un canal commun situé immédiatement au-dessous des téguments, de sorte que tout le système des canaux ambulacraires des Crinoïdes lui est demeuré inconnu. L'illustre physiologiste compare correctement ces tentacules aux tubes ambulacraires que les Astéries et les Oursins emploient à leur locomotion, mais son hypothèse que ces organes servent, chez les Comatules, à la préhension des aliments ne s'est pas vérifiée.

On peut appeler face ventrale du corps celle qui porte la bouche et l'anus. Le tégument de cette face ventrale est divisé en cinq secteurs par autant de gouttières tentaculaires qui continuent celles de chaque paire de bras. Il est renforcé par de nombreuses plaques calcaires et percé d'une foule de « trous capillaires par lesquels l'eau peut être conduite *jusqu'au voisinage* du sac viscéral contenu dans le calice ». Dans le texte de Johannes Müller, la description des Pentacrines et celle des Comatules est souvent si enchevêtrée qu'il est difficile de savoir s'il entend parler des deux formes de Crinoïdes ou d'une seule d'entre elles ; mais la phrase que nous venons de citer est comprise dans une page (1) où il n'est question que du *Pentacrinus Caput Medusæ ;* les figures de la planche III du Mémoire

(1) Abhandlungen der Akademie zu Berlin, 1841, paru en 1843, p. 225.

représentent ces pores comme de simples points, et l'on remarquera que, plus prudent que ses successeurs, Müller n'a pas dit, comme on l'a prétendu, que ces pores *s'ouvraient dans la cavité générale*, mais seulement qu'ils conduisent l'eau *au voisinage du sac viscéral*, ce qui est beaucoup moins affirmatif et ne manque pas d'un certain intérêt historique.

Le tube digestif s'étend en se contournant en hélice de la bouche à l'anus; il est enveloppé d'un sac viscéral, déjà décrit par Heusinger, et renforcé de plaques calcaires. L'axe de l'hélice décrite par le tube digestif est occupé par une *masse spongieuse*, fusiforme, creusée de cavités et de canaux en communication réciproque. Autour de cette masse, la surface interne de l'intestin est soutenue par une épaisse bandelette spongieuse, comparable à la lame spirale des escargots et contenant un réseau calcaire. Le tube digestif est relié aux parois du corps par un réseau spongieux.

Johannes Müller a reconnu que la muqueuse intestinale est vibratile, il pense que le tube anal joue un rôle dans le mécanisme respiratoire, et que ses plis internes constituent une branchie anale qui serait la contrepartie de la branchie œsophagienne des Ascidies. Dans l'estomac, Müller a trouvé des débris de Crustacés, des soies d'Annélides, des carapaces de Diatomées et de Radiolaires.

Entre le squelette des bras et leur tégument ventral, Müller reconnaît chez le Pentacrine, comme chez la Comatule, l'existence de deux canaux superposés; le canal ambulacraire n'ayant pas été vu, ces canaux sont les deux prolongements bien connus aujourd'hui de la cavité générale dans les bras. Entre ces deux canaux existe une cloison contenant elle-même dans son épaisseur un cordon particulier que Müller détermine comme un nerf. Il est bien établi aujourd'hui que ce nerf est une partie de la glande génitale, qui demeure ordinairement stérile. Le canal inférieur au nerf envoie dans chaque articulation des bras un diverticule conique qui vient s'attacher si bien à la substance calcaire même des articles, qu'il ne peut en être séparé sans déchirures. Ces canaux se rétrécissent en se rapprochant du calice, dans lequel ils s'ouvrent chacun par un étroit orifice compris entre la paroi du corps et le sac viscéral.

Le canal supérieur, désigné à tort par Müller sous le nom de canal tentaculaire, lui paraît pouvoir remplir de liquide les tentacules; il signale même, chez les Pentacrines, les orifices des tentacules dans ce canal toujours simple chez ces animaux, mais divisé, de place en place, chez les Comatules, par une cloison longitudinale. Ces orifices sont, en réalité, les orifices des tentacules dans le canal ambulacraire, qui a lui-même, nous l'avons dit, passé inaperçu.

Müller décrit, comme des organes isolés, les ovaires et les testicules contenus dans les pinnules. Le nombre de ces organes peut ainsi s'élever jusqu'à 1,400, fait qu'on ne retrouve, parmi les animaux, que chez les Cestoïdes, et qui rappelle ce qu'on observe couramment chez les végétaux : les sexes sont toujours séparés.

Les canaux, qui occupent l'axe calcaire des bras, des pinnules et des cirres, viennent s'ouvrir dans une cavité centrale, située chez les Comatules, en partie dans la plaque centro-dorsale, en partie entre les premières radiales. Cette cavité contient, comme l'avait déjà signalé Heusinger, un organe *comparable* à un cœur (*herzartige*). Il n'est pas annulaire, comme Heusinger l'avait cru, mais en forme de sac, et envoie un vaisseau dans chaque bras, dans chaque cirre, en même temps qu'il se met en connexion avec l'axe spongieux du calice.

Le Mémoire de Johannes Müller a pu sembler avoir élucidé en grande partie l'organisation des Crinoïdes : l'appareil digestif rappelle celui des Oursins ; la préhension des aliments s'accomplit à l'aide des tentacules que portent les bras et qui se passent de l'un à l'autre les proies capturées, jusqu'à la bouche; la respiration s'effectue à l'aide d'une branchie anale ; il existe un appareil circulatoire complet dont le cœur est situé au fond du calice. Entre les deux cavités qui traversent les bras dans toute leur longueur se trouve le système nerveux. Les organes génitaux sont situés dans les pinnules.

Quelques années après la publication de ce beau Mémoire, Johannes Müller lui-même faisait connaître les merveilleuses métamorphoses des Astéries, des Ophiures, des Oursins et des Holothuries. Il devenait probable

que la forme phytocrinoïde n'était pas la première forme larvaire des Comatules; qu'avant de se fixer momentanément, le jeune animal menait une existence indépendante. Un élève de Johannes Müller, le Dr Wilhelm Busch, découvrit, en effet, cette larve en 1849 (1). Suivant Busch, la jeune larve résultant de la segmentation de l'œuf est d'abord entièrement ciliée; au bout de vingt-quatre heures, de plus longs cils apparaissent à son extrémité antérieure, qui est amincie, et non loin d'eux un orifice arrondi, probablement la bouche. Puis se montrent trois ceintures saillantes, équidistantes, qui se couvrent de longs cils pendant que les cils plus petits des espaces intermédiaires disparaissent. Entre la première et la troisième ceintures ciliées le tégument s'infléchit en une grande dépression longitudinale après laquelle se montre une quatrième ceinture transversale. Cette dépression est considérée par Busch comme un orifice excréteur. Au bout de neuf jours, l'extrémité postérieure du corps s'est élargie et légèrement lobée; le bouquet antérieur des cils a disparu ainsi que la quatrième ceinture ciliée; des plaques calcaires aréolées existent depuis longtemps dans les téguments, et les rudiments des bras se montrent, de chaque côté de la larve, sous la forme d'une rangée de quatre tubes délicats portant des pinnules. Là s'arrêtent les observations de Busch, un peu contredites par celles d'Allman, qui, en 1863, constatait que la larve libre, avant de revêtir la forme pentacrinoïde, produisait une larve fixée, mais *sans bras*, dont la bouche était entourée d'environ quatorze tentacules, dont le calice était formé d'un cercle de cinq *basales*, d'un cercle de cinq plaques *orales* superposées aux basales et de cinq petites *radiales* intercalées entre les dix autres plaques et alternes avec elles.

Ces premières indications déterminèrent deux naturalistes éminents, dont le nom est aujourd'hui inséparable de l'histoire des grandes campagnes d'exploration sous-marine, MM. Wyville Thomson et William Carpenter, à reprendre complètement l'histoire embryogénique et anato-

(1) W. Busch, Ueber die Larva der Comatula; — *Müllers Archiv*. 1849, p. 400. — Id. Beobachtungen über Anatomie und Entwickelung einiger wirbellosen Seethiere, 1851.

mique de la Comatule des côtes d'Angleterre, l'*Antedon rosacea*. Deux Mémoires parus en 1865 et en 1866 dans les *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* sont le fruit de cette féconde collaboration. Les deux éminents naturalistes s'étaient nettement partagé le travail. Wyville Thomson, dont les premières observations remontent à 1859, devait suivre la larve depuis les premières phases de son développement jusqu'à la réalisation complète de la forme phytocrinoïde; William Carpenter devait étudier l'organisation de cette forme, sa métamorphose en Comatule et l'organisation de la Comatule adulte. Nous avons à analyser successivement ces deux Mémoires publiés chacun sous la propre responsabilité de son auteur.

Wyville Thomson établit d'abord sa nomenclature. Comme la larve libre et la larve fixée semblent deux organismes différents nés l'un de l'autre et construits chacun de manière à vivre d'une manière indépendante, il appelle la larve libre un *pseudo-embryon*, et ses divers organes sont désignés sous les noms de *pseudostosme*, *pseudocèle*, *pseudoprocte*, etc. Le véritable embryon se forme à l'intérieur du pseudo-embryon, dont il emprunte les téguments, tandis que les autres *organes pseudo-embryonniques* disparaissent.

Suivant Wyville Thomson (1), les ovaires de la Comatule sont fournis par un stroma dont les mailles sont remplies par un protoplasma clair et mucilagineux. Ce liquide formatif devient bientôt opalescent et un petit corps lenticulaire, très réfringent, apparaît dans son intérieur; c'est une *tache germinative* qui vient de se former. Cette tache grandit; une délicate pellicule se soulève en un point de sa paroi et s'en éloigne peu à peu jusqu'à ce que la tache paraisse fixée sur la paroi d'une vésicule sphérique, parfaitement transparente, qui est la *vésicule germinative*. Au voisinage de la vésicule germinative, le blastème devient légèrement granuleux et les granules forment en s'accumulant une couche continue, le *vitellus* naissant, qui s'entoure enfin d'une membrane vitelline. Celle-ci est le résultat

(1) Loc. cit., p. 519.

d'une condensation des fluides contenus dans le stroma ovigène, influencés à distance par les forces chimiques qui émanent de la vésicule germinative. Elle se forme à la limite entre les fluides ovariques ainsi influencés et ceux qui échappent à cette influence.

Cette théorie de la formation des œufs est bien loin de ce que l'on sait aujourd'hui sur ce sujet. Le mode de formation des spermatozoïdes n'est pas décrit d'une manière moins intéressante. Un mucus transparent distend d'abord le tégument de la pinnule. Ce fluide devient opalescent, puis granuleux, et finalement la cavité se trouve remplie de cellules mères fusiformes. Le contenu de ces cellules, primitivement transparent, devient rapidement granuleux, et finalement les cellules se trouvent remplies par une famille de dix à douze *vésicules d'évolution* sphérique. Dans chacune de ces cellules secondaires apparaissent trois ou quatre taches très brillantes, les têtes des spermatozoïdes. Bientôt les parois des vésicules et de leurs cellules mères se rompent et les spermatozoïdes deviennent libres dans la cavité de la pinnule, où ils flottent dans un liquide mucilagineux. Les testicules n'ont pas d'orifices externes, comme les ovaires, ce qui permet de reconnaître immédiatement les femelles.

Une ou deux heures après la fécondation, la vésicule germinative cesse d'être visible ; les globules polaires sont expulsés et la segmentation commence ; elle est complète et conduit à la formation d'une masse mûriforme. Mais les sphères vitellines, constituant la couche supérieure de cette masse, ne tardent pas à se fusionner en une couche continue de sarcode sans structure ; pendant ce temps, la masse interne de l'embryon se transforme, elle aussi, en un protoplasma mucilagineux dans lequel circulent activement des granules et des gouttelettes huileuses. Ce protoplasma se confond graduellement avec la couche périphérique plus dense. C'est alors que l'embryon devient ovale et uniformément cilié ; mais il n'éclôt, en général, qu'après l'apparition des bandes ciliées décrites par Busch ; il a alors $0^{mm},8$ de longueur. Il est uniquement formé d'une masse de sarcode qui devient graduellement plus ferme à la périphérie, mais ne présente jamais de membrane tégumentaire.

A l'inverse de Busch, Wyville Thomson considère comme antérieure l'extrémité élargie de l'embryon, et comme postérieure celle qui porte le bouquet de cils ; la grande dépression vue sur la face ventrale par l'auteur allemand est située entre la 3e et la 4e ceintures ciliées, c'est le *pseudostome;* tandis que l'orifice arrondi placé, en arrière de la 4e ceinture, tout auprès du bouquet de cils, est le *pseudoprocte.* Le pseudostome et le pseudoprocte sont unis par un tube digestif court et arqué. Le pseudo-embryon, d'abord comparable à une Difflugie, est maintenant analogue à une Vorticelle ou à une Bursaire. Comme l'embryon nage indifféremment dans les deux sens, c'est seulement la grandeur relative des orifices de son prétendu tube digestif qui a pu déterminer Wyville Thomson à considérer comme le côté antérieur de la larve ce que Busch appelait son côté postérieur et réciproquement. Nous verrons un peu plus tard que cette inversion n'a pas grande importance, attendu que le pseudo-embryon n'a, en réalité, ni pseudostome, ni pseudoprocte.

Cependant des spicules calcaires ont commencé à apparaître au-dessous de la couche externe de sarcode; ils grandissent, se ramifient, s'anastomosent et finissent par former dix plaques d'une délicate dentelle pierreuse. Ces plaques sont disposées en deux rangées de cinq plaques se correspondant exactement d'une rangée à l'autre; ce sont là les plaques basales et orales vues par Allman. Dans l'espace qu'elles circonscrivent, le protoplasma devient trouble et opaque; au-dessous de cet espace se forment des anneaux calcaires, en nombre variable, disposés en série; c'est le rudiment de la tige de la larve pentacrinoïde, terminé par une plaque calcaire qui s'est rapidement formée au-dessous du pseudoprocte. Toutes les parties calcaires se développant de plus en plus, il devient de moins en moins possible de suivre les modifications des viscères. Mais bientôt les bandes postérieures de cils disparaissent ainsi que le pseudostome et le pseudoprocte; le pseudo-embryon, devenu lent à se mouvoir, s'arrête à la surface de quelque corps solide et s'y fixe par son extrémité postérieure, tandis que le sarcode périphérique se resserre autour du squelette déjà développé. Le pseudo-embryon est ainsi devenu l'embryon proprement dit.

Peu à peu, à la surface supérieure de l'embryon, le sarcode se découpe en cinq lobes soutenus par les plaques orales et qui peuvent s'ouvrir ou se fermer au-dessus du calice. La bouche est au centre de l'aire comprise entre les cinq lobes et conduit dans une cavité qui paraît simplement creusée dans le sarcode. Des plis glandulaires, richement ciliés et disposés en spirale font saillie dans l'intérieur de l'estomac; une mince couche de sarcode sépare le produit de leur sécrétion de la cavité stomacale, et il suffit de toucher cette couche sarcodique pour qu'elle se rompe et laisse arriver le produit sécrété dans la cavité digestive; ces plis constituent sans doute un foie rudimentaire. Ils forment la plus grande partie de la masse viscérale de l'*Antedon* adulte.

Presque tout l'espace compris entre les lobes buccaux et les lèvres est occupé par un large canal circulaire, simplement creusé dans le sarcode. Les granules flottants dans le liquide qui remplit ce canal se meuvent avec tant de rapidité que l'on est conduit à supposer ciliées les parois du canal. De ce canal naissent d'abord quinze tentacules, qui peuvent s'épanouir au-dessus de la bouche : dix d'entre eux sont petits et peu extensibles; cinq, grands et extensibles. Ces derniers alternent avec les lobes buccaux. On ne peut distinguer dans leurs parois d'autre particularité qu'une sorte d'arrangement longitudinal du sarcode. Les parois de ces tentacules sont hérissées d'un certain nombre de délicates papilles creuses dont la cavité communique avec celle du tentacule. Une tête trilobée termine ces papilles.

A la base de chacun des cinq *tentacules extensibles* ou *tentacules impairs* se forme maintenant un renflement conique qui est le premier rudiment de la paire de bras correspondante. Ce renflement ne tarde pas à se bifurquer à son sommet; le tentacule demeure quelque temps dans la bifurcation dont chaque branche devient un bras, mais finit par disparaître. De très bonne heure, à la droite et à la gauche de chaque tentacule impair se forme un nouveau tentacule semblable à lui; de sorte qu'avant l'apparition des bras le calice épanoui laisse voir vingt-cinq tentacules : dix tentacules non extensibles et quinze tentacules extensibles. Sur les bras et les pinnules

des Comatules adultes on trouve aussi des tentacules extensibles et d'autres qui ne le sont pas. A la base de chaque tentacule impair se trouve un de ces singuliers corps sphériques signalés par tous les auteurs; ce sont de grandes capsules contenant des masses irrégulières, granuleuses et incolores chez l'animal vivant, mais absorbant avidement toutes les matières colorantes, même celles qui proviennent de la dissolution, après la mort, du pigment de l'animal. De là la couleur foncée qu'elles présentent chez tous les animaux conservés. De cette aptitude à absorber les matières colorantes, Wyville Thomson conclut, sans qu'on puisse savoir pourquoi, que ces corps produisent une solution calcaire destinée à la nutrition du squelette.

Au moment où les bras commencent à se former, il n'existe encore, suivant Wyville Thomson, aucune trace de cavité générale; l'embryon est comparable à un Cœlentéré. Bientôt les cinq premières plaques radiales se montrent au-dessous des bras rudimentaires entre les plaques orales et basales, dont les deux rangées s'écartent de plus en plus l'une de l'autre, tandis que les parois du corps s'épaississent dans la région correspondant aux radiales. Les bras grandissent et sur leurs bords se forment de délicats lobes foliacés, creux, en forme de croissant; chacun de ces lobes porte sur sa face supérieure deux tentacules extensibles, et tous ensemble, lobes et tentacules, s'ouvrent par un orifice spécial, dans le vaisseau radial. Chaque lobe est séparé du suivant par un tentacule extensible. Cependant, les parois du sac stomacal se sont séparées de celle du corps et l'intervalle est rempli parun liquide clair. On voit alors distinctement que les cinq vaisseaux radiaux ou canaux ambulacraires s'ouvrent dans le canal péribuccal. Au-dessous du canal radial se trouve, dans chaque bras, une expansion tubulaire de la cavité générale que Wyville Thomson considère comme correspondant à ce que William Carpenter nomme le canal cœliaque; mais entre ce canal cœliaque et le canal ambulacraire William Carpenter a décrit une autre cavité, et son collaborateur n'en a pu trouver aucune trace dans les premières phases du développement de la larve pentacrinoïde.

Les bras étant encore à peine bifurqués et ne présentant que deux radiales, une plaque calcaire anale se forme dans l'un des espaces interradiaux au niveau des premières radiales ; un prolongement en doigt de gant du tube digestif se dirige vers l'espace compris entre elle et la plaque orale qui lui est superposée et fait saillie au dehors sous forme d'une papille qui finit par s'ouvrir au sommet et constitue l'anus. Le tube digestif est ainsi entièrement constitué sans avoir rien emprunté, contrairement à ce qu'on voit chez les autres Échinodermes, au tube digestif du pseudo-embryon.

Tel est ce mémoire, demeuré longtemps classique, de Wyville Thomson, mémoire après lequel William Carpenter a pu dire (1) « que l'histoire de cette partie du développement de l'*Antedon* était connue de manière à ne laisser presque rien à désirer ». On est invinciblement entraîné à de tristes réflexions sur la valeur de nos connaissances, lorsqu'on songe qu'au début du mémoire où Carpenter s'exprime ainsi il écrit ces autres phrases, si souvent répétées en France :

« Aucun des naturalistes contemporains ne contestera, je pense, que la seule base solide de la science zoologique consiste dans l'élucidation de la structure et des phénomènes biologiques présentés par les formes typiques représentant les subdivisions particulières du Règne animal. Quiconque est familiarisé avec l'histoire de cette science sait bien que les monographies classiques consacrées à cette étude ont exercé plus d'influence sur ses progrès que ces systèmes compréhensifs qui naissent de temps en temps, vivent un jour et sont renversés pour faire place à d'autres tout aussi éphémères. Tout système de classification est exposé à être renversé par une nouvelle découverte, et ce que l'on peut dire de mieux en faveur du système qui tombe, c'est qu'il a représenté exactement l'état de la science au moment de sa publication. Au contraire, toute monographie qui contient une exacte description de l'organisation et de l'histoire naturelle d'un type quelconque, si loin qu'elle soit d'être complète, contient un ensemble de faits auxquels les recherches subséquentes peuvent ajouter,

(1) Philosophical Transactions, t. CLVI, 1866, p. 690.

mais qu'elles ne peuvent renverser ; elle peut acquérir tôt ou tard une valeur tout à fait imprévue, même pour son auteur. »

Il y a vingt ans à peine que la monographie toute composée de faits de Wyville Thomson a été écrite. Qui défendrait aujourd'hui les observations sur la formation des œufs, sur celle des spermatozoïdes, sur la fusion des sphères vitellines en un protoplasme homogène, sur la constitution exclusivement sarcodique du pseudo-embryon et de l'embryon des Comatules, sur l'absence de cavité générale chez l'embryon, sur le passage successif des larves par des phases d'organisation correspondant à celle des Difflugies, des Vorticelles et des Cœlentérés, sur l'existence d'un tube digestif complet chez le pseudo-embryon, sur le mode de formation des bras de la larve pentacrinoïde, ou même sur le mode de connexion des tentacules inextensibles avec les lobes en croissant des bras et de ceux-ci avec le canal tentaculaire? C'est que les hommes mêmes qui font profession de s'en tenir le plus étroitement aux faits n'échappent pas à l'influence des idées. Il y a toujours quelque système ancien dont ils se sont inconsciemment pénétrés, et qui prend pour eux l'évidence de ce que les philosophes appellent les *idées innées*. C'est souvent la raison du peu de crédit qu'ils accordent aux systèmes nouveaux qui s'élèvent autour d'eux, du peu d'estime qu'ils font des efforts des hommes qui n'acceptent pas les formules toutes faites et s'ingénient à en trouver de meilleures. Le système ancien n'expliquant qu'un nombre restreint de phénomènes, on prend insensiblement par cela même l'habitude de se passer d'explication. Que des observations difficiles se présentent, on les poursuit jusqu'au moment où la difficulté atteint un certain degré ; arrivé là, si l'on éprouve trop de peine à suivre la filiation des phénomènes, on expose ce que l'on *croit être* au lieu de ce qui *est*, et on laisse commodément aux prétendus « faits », si invraisemblables qu'ils paraissent, la responsabilité des mystères que l'on introduit ainsi dans la science.

En 1865, il y avait déjà vingt-six ans que la théorie cellulaire avait été exposée dans toute sa généralité, et vingt-deux ans que Kölliker avait affirmé que toutes les cellules des corps des animaux procèdent par filiation

ininterrompue des sphères de segmentation. Si Wyville Thomson avait été pénétré de ces idées, qui étaient cependant courantes en 1865 dans le monde scientifique, il n'aurait certainement pas borné là ses observations, que Carpenter, de son côté, n'aurait pas jugées suffisantes; mais la théorie cellulaire était plus neuve que celle du sarcode, et il était plus simple d'en rester aux faits *apparents* que de lui accorder assez de créance pour chercher à la contrôler.

Aussi bien les monographies n'ont-elles l'importance que leur attribue Carpenter que lorsqu'elles tiennent au moins à une idée. Il serait difficile de dire quelle a été l'influence sur la zoologie de l'*Histoire anatomique de la chenille qui ronge le bois du saule*, de Lyonnet, ou de l'*Anatomie du hanneton*, de Strauss, bien qu'elles soient l'œuvre d'hommes qui ont poussé la patience jusqu'au génie. Le nom de Trembley est, au contraire, sur toutes les lèvres, parce qu'en entreprenant la monographie de l'Hydre d'eau douce, il ouvrait, en réalité, l'horizon à une idée nouvelle, celle de l'unité de la vie dans les deux règnes. Geoffroy Saint-Hilaire et Cuvier sont encore plus grands par la façon admirable dont ils coordonnaient leurs découvertes que par ces découvertes elles-mêmes; et, d'ailleurs, ne peut-on pas se demander comment s'effectuerait le choix des monographies à faire si quelque système n'avait pas, au préalable, indiqué les divisions probables du Règne animal et posé les questions dont la solution est intéressante.

En somme, ce qui reste du mémoire de Wyville Thomson, c'est la découverte des véritables canaux tentaculaires, la connaissance générale des formes extérieures revêtues par les larves de Comatules, l'indication du mode de formation des premières pièces calcaires, la description de la position et des formes primitives que revêtent les bras.

Le mémoire de William Carpenter, faisant suite à celui de Wyville Thomson, devait être divisé en deux parties: l'une relative aux parties solides, l'autre à la structure anatomique. La première de ces deux parties a seule paru *in extenso;* elle contient d'abord un historique complet des travaux dont les Comatules ont été l'objet jusqu'en 1865; puis, une discussion de leur synonymie dans laquelle l'auteur établit avec juste raison que, dans les

catalogues scientifiques, le nom d'*Antedon* donné en 1811 par Fréminville, dans l'*Encyclopédie méthodique*, à l'Astérie rosace de Linck prime ceux d'*Alecto* que lui donna Leach en 1814, et de *Comatula*, qui ne fut imaginé par Lamarck qu'en 1816 seulement. William Carpenter adopte le nom d'*Antedon rosaceus*, qui, selon la remarque de Victor Carus, doit être remplacé par celui d'*Antedon rosacea*, Antedon étant une nymphe. Ce savant exposé est suivi d'une étude des mœurs des *Antedon* qui contient plusieurs constatations intéressantes.

Contrairement à l'opinion de Forbes, les *Antedon* mènent d'ordinaire une existence presque aussi sédentaire que les Encrines, et ne se détachent du support auquel elles sont accrochées que si on vient à les tourmenter; leur genre de vie est donc exactement celui des Encrines. Elles ont besoin pour vivre d'une eau pure et bien aérée, et meurent, après s'être enchevêtrées les unes dans les autres, si l'on ne met dans l'aquarium qui les contient quelque corps auquel elles puissent se fixer. Leur nourriture se compose d'organismes microscopiques; mais ces organismes ne sont pas saisis par les bras comme le supposaient Lamarck, Müller et même Dujardin dans son premier travail. Toutes les particules tenues en suspension dans l'eau sont entraînées vers la bouche par le courant que déterminent les cils vibratiles de l'estomac et aussi ceux de la gouttière tentaculaire, ainsi que l'affirme Dujardin dans son *Histoire naturelle des Échinodermes*. Cependant W. Carpenter n'a pu réussir à voir les cils, bien évidents d'ailleurs, de cette gouttière, et il fait toujours suivre d'un point d'interrogation, ce qui est un excès de prudence, le qualificatif incontestablement juste d'*ambulacraire* que Dujardin donne à la gouttière tentaculaire.

Cherchant une fonction aux tentacules si nombreux qui bordent les bras et les pinnules, W. Carpenter suppose qu'ils servent à la respiration; mais la pinnule tout entière est pour lui un organe de respiration, et c'est pourquoi, outre le canal tentaculaire, chaque pinnule possède un *canal afférent* et *un canal efférent*, placés l'un au-dessus de l'autre. Ces deux canaux, l'un afférent, l'autre efférent, ne sont pas autre chose que les deux canaux déjà décrits par Müller, à qui le véritable canal tentaculaire avait échappé.

Comme Müller, William Carpenter constate que le canal inférieur communique avec la partie de la cavité générale située autour et en dehors de l'appareil digestif, il le désigne pour cette raison sous le nom de *canal cœliaque ;* quant au canal supérieur, le *canal subtentaculaire*, il aboutit dans la partie de la cavité viscérale circonscrite par le tube digestif ; la cloison qui sépare ces deux canaux n'est autre chose qu'un prolongement de la bande membraneuse qui suspend le tube digestif aux parois de la cavité générale. Ces deux « canaux branchiaux », comme les appelle encore W. Carpenter, ne sont, en conséquence, que de simples prolongements dans les bras de la cavité générale.

Nous verrons bientôt l'embryogénie donner une importance très grande à ces deux cavités dont W. Carpenter considère déjà les relations comme fort remarquables. De ces deux canaux, Wyville Thomson n'en a pu voir qu'un seul, qu'il croit être le canal cœliaque ; son observation sera, justifiée un peu plus loin, mais le canal unique qu'il a aperçu correspond au *canal subtentaculaire* et non au *canal cœliaque*. Carpenter dit aussi que la cavité des bras *paraît* simple chez le Pentacrinoïde : « Mais, dit-il, je montrerai plus loin qu'elle est réellement double ; » malheureusement, il est impossible ici de conclure, comme il se propose évidemment de le faire, de ce qu'on voit chez l'animal adulte à ce qui existe chez le jeune. D'ailleurs, la dénomination de canal appliquée aux deux cavités superposées des bras prête à l'équivoque ; comme Carpenter, sans en donner d'ailleurs de preuve, suppose que ces canaux sont l'un efférent, l'autre afférent, on est conduit à voir en eux des espèces de vaisseaux formés aux dépens de la cavité générale et destinés à faire circuler le liquide sanguin dans tout le panache branchial, qui ne serait qu'une vaste branchie. C'est bien là, au fond, l'idée que s'en fait, en 1865, le savant membre de la Société royale de Londres ; nous verrons plus tard quelles modifications doit subir cette conception assez naturelle si l'on se place simplement aux points de vue physiologique et téléologique. Il résulte de ce qui précède que W. Carpenter ne considère plus l'organe situé au fond du calice comme un cœur, ni les canaux situés dans l'axe des bras comme des vaisseaux ; c'est là un progrès important

sur Heusinger et sur Müller. Effectivement, Carpenter a vu que le canal creusé dans l'axe calcaire ne contient pas un vaisseau mais « une corde de substance sarcodique non consolidée » (1); plus loin (2), Carpenter dit que c'est là une « corde solide de substance sarcodique » qui résulte de la ramification de l'axe primitif (du pédoncule) du crinoïde, comme les cordes semblables qui remplissent le canal des cirres dorsaux. Il y a lieu de faire quelques réserves au sujet de ces dernières, qui enveloppent réellement un double canal, mais on ne saurait douter aujourd'hui que Carpenter ait eu pleinement raison d'attribuer à ces « cordons sarcodiques » les fonctions d'un système nerveux (3), « quoiqu'ils ne présentent pas, ajoute-t-il, la structure caractéristique des nerfs. » C'est aussi avec juste raison, comme toutes les recherches ultérieures l'ont prouvé, que Carpenter rapporte à l'appareil génital les cordons situés entre la cavité sous-tentaculaire et la cavité cœliaque, et que Müller croyait être des cordons nerveux.

Si Wyville Thomson a décrit le véritable canal tentaculaire avant son collaborateur, on peut considérer la détermination du système nerveux et la démonstration de l'union des glandes génitales des pinnules avec un rachis commun contenu dans les bras comme les nouveautés capitales du mémoire de William Carpenter.

Carpenter partage d'ailleurs, sur l'histologie des Crinoïdes, toutes les idées de son collaborateur. Tout le squelette est non seulement enveloppé mais pénétré de sarcode; l'intestin n'est d'abord qu'un prolongement sarcodique plein de la paroi de l'estomac; l'anneau ambulacraire péribuccal n'est lui-même qu'incomplètement séparé de la cavité générale; les cinq tentacules extensibles impairs sont graduellement portés par la croissance du diverticulum qui leur correspond jusqu'au point de bifurcation des bras (4). Ce diverticulum devient ainsi le canal tentaculaire brachial; il

(1) Philosophical Transactions, t. 153, p. 711.
(2) *Ibid.*, p. 719.
(3) *Ibid.*, p. 705.
(4) *Ibid.*, p. 728.

produit de chaque côté des lobes délicats en forme de croissants en rapport chacun avec deux tentacules inextensibles et un tentacule extensible. Les cirres se montrent au moment où, les articles du pédoncule étant au complet, les articles supérieurs commencent à s'élargir. Ce sont d'abord de simples prolongements sarcodiques du périsome, contenant un certain nombre de disques calcaires, rudiments des futurs articles. Malgré la rigueur avec laquelle la disposition rayonnée est maintenue dans le développement des autres parties, ils naissent successivement; *ceux du premier rang sont alternes avec les bras* (1) ; le premier formé correspond, en position, au commencement de l'intestin, et le plus jeune est opposé à la plaque anale. La substance fibreuse interarticulaire des cirres est une simple différenciation du sarcode de ces organes qui a une tendance à prendre une disposition fibreuse ; elle est en continuité absolue avec ce sarcode. C'est là, pour Carpenter, un caractère propre aux ligaments ; car, suivant lui, la véritable substance musculaire, totalement dépourvue de nerfs et de vaisseaux, s'attacherait directement à la surface des segments calcaires (2). Nous verrons plus loin que cette distinction est inexacte et que, de plus, il y a réellement des nerfs dans les muscles.

La description du développement et de l'état définitif des pièces diverses du squelette est faite par Carpenter d'une manière supérieure et reprise au point où l'a laissée le professeur Wyville Thomson.

Le nombre des segments du pédoncule s'élève graduellement à une vingtaine ; les segments nouveaux se forment entre la base du calice et le segment supérieur. Chacun d'eux apparaît sous forme d'un anneau calcaire transversal sur lequel viennent bientôt se greffer des trabécules calcaires longitudinaux formant un cylindre creux qui gagne assez rapidement vers l'axe du pédoncule occupé par un cordon sarcodique, s'épanouissant à la base du calice pour fournir les nerfs des cirres et des bras. Pendant ce temps, les basales conservent leurs dimensions ainsi que les orales ; mais

(1) Philosophical Transactions, t. 153, p. 733.
(2) *Ibid.*, p. 701.

les premières radiales prennent peu à peu une position horizontale et grandissent, ainsi que les deux radiales suivantes, de manière à former presque à elles seules le support du sac viscéral qui s'étend jusqu'à la bifurcation des bras. La plaque anale s'amoindrit, et les plaques orales demeurées contiguës à la bouche ne forment bientôt plus qu'un cercle calcaire insignifiant. Toutes ces plaques sont destinées à disparaître chez l'animal adulte. Bientôt l'article supérieur du pédoncule s'élargit et devient concave en dessus, convexe en dessous; tandis que les cirres commencent à se former au niveau de sa surface inférieure. Peu à peu, il s'étend de manière à couvrir entièrement les basales ; il prend ainsi les caractères de la pièce centro-dorsale des Comatules adultes, et un nouveau cercle de cirres, alternes avec les premiers, par conséquent superposés aux bras, ne tarde pas à se montrer, ainsi que les rudiments d'un troisième. C'est généralement à ce moment que le jeune animal quitte sa tige.

Pendant ce temps, les bras ont grandi par leur extrémité libre, terminée par un bouton de sarcode. Ce bouton se bifurque ; de ses deux moitiés, l'une (celle qui croît le plus vite, selon Carpenter, qui commet là une légère erreur) demeure dans l'axe du bras qu'elle allonge, tandis que l'autre, rejetée sur le côté, devient une pinnule. Le bouton terminal se bifurque alors de nouveau, et la bifurcation externe se transforme en une pinnule opposée à la précédente, mais située à un niveau différent. La formation des segments calcaires se fait dans le bras et les pinnules suivant le mode ordinaire.

La plaque centro-dorsale continue à grandir de manière à recouvrir non seulement les basales, mais aussi les premières radiales. Ces dernières pièces changent de forme ; le bord externe des basales s'épaissit tout en demeurant perforé d'un canal qui se bifurque très vite et dont chaque bifurcation se prolonge dans les radiales. Chacune des premières radiales présente donc deux canaux se continuant respectivement à l'intérieur des deux basales avec lesquelles elle est en contact. Ces deux canaux se réunissent ensuite vers le milieu de la première radiale en un canal unique qui se

prolonge au travers de la seconde et de la troisième radiales pour former le canal axial du squelette des bras et des pinnules.

Les cordons sarcodiques qui traversent ces canaux viennent s'attacher « *aux parois d'un remarquable organe quinquéloculaire contenu dans la cuvette centro-dorsale, qui sera plus tard décrit sous le nom de* vésicule centro-dorsale, *et qui n'est autre chose qu'une expansion de l'axe primitif (du pédoncule) du crinoïde, creusé d'une cavité pluriventriculaire* (1) ».

Cette vésicule centro-dorsale n'est évidemment que l'organe comparé à un cœur par J. Müller, et que l'on a depuis désigné sous le nom d'*organe cloisonné*. La division en plusieurs cavités de cet organe est ici signalée pour la première fois; de plus, le mode de réunion des canaux axiaux des bras fait comprendre comment Heusinger a pu attribuer la forme d'un anneau à ce qu'il supposait être le cœur des Crinoïdes; Müller, de son côté, n'a vu que l'ensemble de l'organe, sans en apercevoir les cloisons.

La partie des basales qui enveloppe les cordons issus de l'organe cloisonné subit encore de nouvelles modifications. Peu à peu, la partie calcaire de nouvelle formation située au-dessus de ces cordons s'épaissit, tandis que le corps primitif des basales situé au-dessous se résorbe; chaque basale prend ainsi la forme d'une petite selle soudée par des appendices latéraux aux selles voisines; les parties soudées forment dès lors cinq rayons alternant avec des parties saillantes qui pénètrent dans les angles rentrants résultant de la juxtaposition des cinq premières radiales. Ces rayons constituent avec les parties saillantes de formation récente correspondant à la partie médiane des anciennes basales une plaque calcaire continue que W. Carpenter nomme la *rosette*. Sous sa forme définitive, cette rosette est perforée au centre, et son bord libre est découpé en dix rayons alternativement pointus et tronqués.

Les parties pointues, presque planes, correspondent en position aux basales primitives, et sont formées de parties calcaires nouvellement formées; les parties tronquées sont concaves en dessus et sont le résidu de la

(1) Philosophical Transactions, t. 156, p. 738.

résorption des parties calcaires qui étaient tout d'abord venues épaissir les basales primitives.

Bien avant la séparation de la jeune Comatule et de son pédoncule, on commence déjà à apercevoir dans les bras, cette inclinaison alternative des facettes articulaires sur l'axe du bras, qui est si évidente chez les adultes; en même temps il s'établit, du côté ventral, des intervalles propres à loger les muscles ; toutefois, ces intervalles ne se produisent pas partout. Il en existe un entre la première et la deuxième radia les,entre la troisième radiale et la première brachiale, entre la deuxième et la troisième brachiales; mais il n'y en a pas entre la deuxième et la troisième radiales; entre la première et la deuxième brachiales, ni entre la troisième et la quatrième. Ces pièces seront effectivement réunies plus tard par des syzygies. On trouve des syzygies semblables entre le neuvième et le dixième segments, entre le quatorzième et le quinzième, etc.

Carpenter décrit à peu près comme Müller les syzygies. Les deux segments réunis par ce genre d'articulation s'affrontent par des bandes calcaires rayonnant autour du canal axial et tellement unies qu'elles ne peuvent être séparées que par une solution bouillante de potasse caustique. Les parties enfoncées situées entre les bandes constituent, quand les deux segments sont dans leur position normale, autant de canaux rayonnants remplis par la substance sarcodique ordinaire. W. Carpenter conclut de cette disposition que ces bandes de sarcode servent à mettre la substance fondamentale (nerveuse?) qui occupe le canal axial en communication avec la substance corticale, « comme les rayons médullaires de la tige d'un végétal exogène (1). »

Quel est le but de cette communication fort singulière, si elle est réellement établie au moyen d'une partie du système nerveux? Carpenter ne le dit pas. Il remarque, à la vérité, plus tard que, généralement, les bourgeons destinés à reconstituer un bras brisé sont implantés sur la face externe d'une syzygie, ce qui pourrait faire supposer que ces articulations sont le

(1) Philosophical Transactions, t. 156, p. 721.

siège d'un pouvoir reproducteur spécial, analogue à celui qui réside dans l'extrémité basilaire de la première phalange des pattes de crustacés décapodes ; mais la fréquence de l'implantation des bourgeons réparateurs sur les syzygies lui paraît plutôt tenir à ce que ces articulations sont plus fragiles que les autres, les parties solides ne s'y trouvant réunies que par du sarcode. Nous verrons plus tard que les traits les plus importants de la structure des syzygies n'ont pas été aperçus par W. Carpenter et que ces articulations spéciales sont liées d'une manière remarquable à la nutrition de la région solide des bras.

La façon dont s'accroissent et se résorbent les dépôts calcaires, dont s'accomplissent, par conséquent, les modifications si nombreuses et si profondes que W. Carpenter décrit avec tant de soin dans les éléments du squelette, dépend évidemment des rapports de la partie minérale du squelette avec les tissus vivants qui le pénètrent. Dans ces tissus, Carpenter a distingué une partie hyaline transparente et une partie qui se présente sous l'aspect de nodules granuleux. Il admet que la partie hyaline n'est autre chose que le substratum vivant, essentiellement sarcodique du squelette ; tandis que les parties granuleuses remplissent les parties laissées vides par le réseau calcaire. Mais, en réalité, il n'en est pas ainsi : chez les Comatules et probablement chez tous les autres Échinodermes le réseau calcaire et le réseau vivant sont, en quelque sorte, réciproques, c'est-à-dire que l'un remplit tous les intervalles laissés vides par l'autre, sur lequel il est véritablement moulé ; l'un présente en creux ce que l'autre présente en plein, mais la substance vivante et la substance minérale demeurent séparées ; le calcaire se dépose en dehors du protoplasma, non dans son épaisseur ; si on le dissout au moyen d'un acide, il reste un vide et non un substratum protoplasmique. L'analogie que signale Carpenter avec le squelette des vertébrés n'est donc qu'apparente, bien que l'un et l'autre puissent subir des résorptions, additions et modifications, comme s'ils étaient eux-mêmes vivants.

Ce premier mémoire de William Carpenter assoit sur des bases définitives nos connaissances relatives au squelette des Comatules. En ce qui

concerne l'organisation interne de ces animaux, il confirme l'existence d'un canal tentaculaire surajouté aux deux cavités décrites dans les bras par Johannes Müller; il donne au cordon contenu dans la cloison qui sépare ces deux cavités sa véritable signification de dépendance de l'appareil génital; il rectifie les descriptions incomplètes faites jusque-là du prétendu cœur contenu dans la base du calice, et qu'on peut désigner déjà sous les noms de *vésicule centro-dorsale* ou d'*organe cloisonné;* il démontre que la cavité axiale du squelette des bras est occupée non par un canal, mais par un cordon plein, relié aux parois de l'organe cloisonné, et dont la nature nerveuse est soupçonnée sans être cependant rigoureusement prouvée. Ce sont là d'important esacquisitions qui auraient été, sans doute, plus grandes encore, si Carpenter n'était demeuré, comme Wyville Thomson, pénétré de l'idée que les tissus de la Comatule sont essentiellement formés de sarcode non différencié.

Ici se placent mes premières recherches sur les Comatules : elles remontent à la fin du mois de juillet et au commencement du mois d'août 1870. Comme MM. Hallez et Myèvre, élèves de la première heure de M. de Lacaze-Duthiers, enthousiastes de la précision et de l'ingéniosité avec lesquelles il conduisait ses incessants travaux, nous étions alors à Roscoff, MM. Lemirre, Dastre, Giard et moi, serrés autour de notre maître, encore dépourvu de la haute influence scientifique et administrative qui lui est depuis si justement venue, travaillant dans des chambres dont le luxe dépendait de nos modestes moyens financiers, stimulés par cet intérêt, ardent au point d'être exclusif, que portait déjà aux travaux de ses élèves l'éminent professeur de la Sorbonne. Les événements militaires vinrent nous disperser; chacun dût payer de sa personne selon ses forces. Plusieurs d'entre nous rentrèrent à Paris attendre les obus prussiens, qui ne firent pas défaut au Jardin des Plantes. M. de Lacaze-Duthiers, malade mais soucieux de contribuer au relèvement scientifique de son pays, alla à Agen préparer la création de ses futurs laboratoires et la publication de ses *Archives de zoologie expérimentale*. Le premier volume de ce recueil, composé à la fin de 1870, et contenant mon *Histoire naturelle de la*

Dero obtusa, ne pût paraître qu'en 1872. J'eus donc le loisir de reprendre l'été de cette même année mes observations de 1870, et je les publiai dans le deuxième volume des Archives en 1873. Ces détails étaient nécessaires pour établir l'indépendance des résultats que j'ai publiés à cette époque et de ceux que Grimm a présentés le 6 mars 1871 à l'Académie des sciences de Saint-Pétersbourg, et qui se trouvent dans le fascicule des *Bulletins* de cette Académie daté du 15 décembre de la même année.

Le travail d'Oscar Grimm intitulé : *Zum feineren Bau der Crinoïden* (1) porte principalement sur la structure des téguments des Comatules ; il y décrit deux couches où il ne signale comme élément que des noyaux et des fibres ; mais il a vu dans les espaces interambulacraires des entonnoirs vibratiles prolongés par des canaux dont il donne plusieurs figures et qu'il pense n'avoir jamais été signalés. Grimm n'a pu suivre ces canaux que dans un assez court trajet à l'intérieur des téguments ; il ne sait où ils aboutissent et se demande si les orifices qui leur correspondent, dépendent de l'appareil respiratoire, de l'appareil excréteur ou de l'appareil génital. Il figure les canaux comme se dirigeant toujours vers un ambulacre. La coupe qu'il donne des tissus dans la région ambulacraire représente simplement deux cavités superposées, séparées par une cloison présentant une fente transversale ; ce sont là les seuls renseignements sur la structure interne des Comatules que l'on trouve dans le travail de Grimm.

La conclusion principale de mes *Recherches sur l'anatomie et la régénération des bras des Comatules* fut que les tissus de ces animaux n'étaient nullement composés de sarcode non différencié, comme le croyaient, six ans auparavant, Wyville Thomson et Carpenter, mais comprenait des éléments cellulaires variées, faciles à mettre en évidence par l'emploi du sublimé corrosif, dont j'indiquais, dès lors, les avantages, et qui est maintenant d'un usage courant au laboratoire de Naples. Parmi ces éléments, je signalais les cellules étoilées du tissu conjonctif ; l'épithélium cilié de la gouttière ambulacraire et des entonnoirs vibratiles ; l'épithélium dépourvu de cils des

(1) Bulletin de l'*Académie des Sciences* de St-Pétersbourg, 1872, p. 3 à 7, une planche.

tentacules; les fibres musculaires de ces organes, celles qui forment une bandelette immédiatement au-dessus du canal tentaculaire et celles qui s'étendent dans les festons membraneux des bras entre les groupes de tentacules; enfin, je montrais que les jeunes tissus sont eux-mêmes toujours composés d'éléments cellulaires qui se différencient peu à peu.

Dans ce même mémoire, je rectifiais la description donnée par Wyville Thomson et W. Carpenter de la disposition des tentacules. Ces savants admettaient, nous l'avons vu, deux systèmes de tentacules : les *tentacules extensibles* s'ouvrant directement dans le canal tentaculaire, et les *tentacules inextensibles*, dépendances des festons marginaux des bras qui s'ouvraient eux-mêmes dans le canal tentaculaire; je démontrais que les lobes festonnés des bras n'ont aucun rapport avec le canal tentaculaire; que de ce canal naissent, en alternant à droite et à gauche, des tubes qui se divisent chacun en trois, la division externe devenant très grande et formant ainsi le tentacule extensible, tandis que les deux autres demeurent à l'état de tentacule inextensible. Ces deux systèmes de tentacules n'en formaient donc en réalité qu'un seul. On a depuis retrouvé une disposition analogue des tentacules chez tous les Crinoïdes qu'on a étudiés. J'établissais, en outre, que les papilles qui portent les tentacules ne sont pas des tubes communiquant avec la cavité des tentacules, comme le disait Wyville Thomson, mais qu'elles sont pleines, leur axe étant occupé par une fibre qui vient se mélanger aux fibres musculaires des tentacules. Ce fait, nié par Ludwig, a été confirmé depuis par Götte, Möbbius et Jickeli. Je montrais que ces papilles étaient terminées par trois soies raides, divergentes, indiquant qu'elles étaient probablement des organes de tact fort délicats.

Au moment où je faisais ces recherches, la méthode de coupes minces commençait à peine à être appliquée à l'étude des animaux inférieurs; elle était surtout fort peu répandue en France, où sa valeur est encore contestée dans quelques laboratoires des plus importants. Après avoir essayé en 1870 l'étude des organes contenus dans le calice des Comatules, je m'étais vu forcé de renoncer momentanément à la continuer, faute de moyens d'investigation suffisants, et de me limiter à l'étude des bras.

J'avais toutefois dessiné à cette époque les curieuses plaques en cymbale contenues dans le sac viscéral, et observé sur presque toute l'étendue du tégument ventral l'existence d'orifices communiquant avec des culs-de-sac ciliés. Me rappelant les fossettes ciliées de la tête des Némertes et des diverses Annélides, je me demandais si ce n'étaient pas là des organes de sensibilité spéciale. Ce sont évidemment ces mêmes orifices que Grimm a décrits en 1871, avant la publication de mes propres observations, et qu'il avait vus se prolonger en canaux dont il n'avait pu déterminer nettement le mode de terminaison. On ne peut douter que ces orifices ne soient eux-mêmes identiques aux pores signalés par Johannes Müller chez les Pentacrines, et qu'il considérait comme chargés de conduire l'eau au voisinage du sac viscéral. J'ajouterai que je suis le premier a avoir vu que, chez les larves phytocrinoïdes bien développées et chez les Comatules très jeunes, il n'existe qu'un de ces orifices dans chaque segment du calice ; mais que leur nombre augmente par la suite beaucoup.

L'étude par transparence des bras eux-mêmes est fort difficile chez des animaux adultes riches en pigment; je tournai la difficulté en examinant de jeunes animaux ou des bras en voie de reconstitution. L'examen de ces bras me conduisit à des résultats tout différents de ceux qu'avaient indiqués Carpenter et même Müller. Je retrouvai facilement le canal tentaculaire et ses tentacules ; je pus suivre le mode de développement de ce dernier dans les bras en voie de reproduction. Je constatai facilement au-dessous de ce canal l'existence d'un prolongement de la cavité générale ; mais, pas plus que Wyville Thomson chez les larves phytocrinoïdes, je ne pus découvrir le canal cœliaque de Carpenter. Ayant vu que, dans un bras jeune mais bien développé, les mouvements de flexion du bras peuvent amener le canal tentaculaire au contact des tissus qui enveloppent le squelette, je conclus qu'entre le canal tentaculaire et l'enveloppe du squelette calcaire des bras il n'y avait que la cavité générale dont le diamètre vertical variait avec l'état de flexion ou d'extension du bras ; il était d'ailleurs manifeste que, dans les bras en voie de développement, cette cavité générale existait seule au-dessous du canal tentaculaire. Je ne réussis pas

davantage à voir le cordon nerveux de Johannes Müller devenu le rachis génital de Carpenter, et, ne supposant pas l'organisation du bras chez les jeunes Comatules différente de ce qu'elle est chez l'adulte, je déclarai que ces parties n'existaient pas. Quelques particularités de structure des parois du canal tentaculaire, qui, vu par transparence, paraît entouré d'une double enveloppe, me semblaient, du reste, pouvoir expliquer la description de W. Carpenter, qui ne disait pas, dans son mémoire, avoir fait de coupes dans les bras de la Comatule.

Mon affirmation fut vivement contredite en 1874 par le professeur Semper dans une note publiée dans les *Arbeiten aus den Zoologische-Zootomische Institut in Würzburg* (1); cette note fut traduite dans les *Annals and Magazine of Natural history* avec une note additionnelle du Dr Carpenter, dont le fils Herbert allait la même année étudier, à Würzbourg, les Comatules sous la direction du professeur Semper. Il ne vint pas plus à l'esprit du professeur Semper qu'il n'était venu au mien que les Comatules jeunes et les vieilles étaient construites différemment; il opposa purement et simplement son affirmation à la mienne, ses dessins à mes dessins, et, pour compléter son argumentation, se borna à découper dans mon travail des membres de phrase arrangés de façon à me mettre en contradition avec moi-même. La note du professeur Semper était loin d'ailleurs d'être d'une exactitude irréprochable. Si elle venait à l'appui des vues de Carpenter sur le rachis génital et la nature nerveuse du cordon axial, elle représentait le canal tentaculaire omis par Müller, mais déjà décrit par Wyville Thomson, par W. Carpenter, puis par moi, comme un simple cordon fibreux. Ce cordon fibreux était lui-même identifié à la bandelette musculaire que j'avais décrite au-dessus du canal tentaculaire, et Semper le considérait comme probablement nerveux. Müller avait pris un nerf pour un canal; cette fois c'était à un canal que la qualité de nerf était attribuée. Semper ayant méconnu le véritable canal tentaculaire, devait, comme Müller, donner ce nom au canal sous-tentaculaire de Carpenter; dès lors, au-

(1) Erster Band, vierter Heft, S. 259.

dessous de ce canal, il ne restait plus que le rachis génital et le prolongement de la cavité générale ; c'est-à-dire, en apparence, ce que j'y voyais moi-même.

Aussi Semper arrive-t-il à dire que j'ai vu exactement les mêmes canaux que Müller et Carpenter, et que je n'ai fait que changer arbitrairement les noms des parties.

Comme moi, Semper n'a vu que deux canaux ; Carpenter en a vu trois ; cela n'empêche pas Semper de se croire de l'avis du Dr Carpenter contre moi. A la vérité, Carpenter ne s'y trompe pas, et tout en acceptant l'appui courtois que lui prête son éminent collègue de Würzbourg, il l'engage à rechercher de nouveau le vrai canal tentaculaire (1). Nous verrons bientôt qu'effectivement le différend n'est pas là, et que si je n'ai pas vu le canal dit cœliaque, c'est que dans les conditions d'observation où je m'étais placé, comme dans celles où se trouvait Wyville Thomson, il n'existe réellement pas ou se trouve très réduit ; le rachis génital fait également défaut dans ces conditions. Ma description et celle de Carpenter sont exactes, et leur désaccord, loin d'être imputable à une erreur d'observation, met en relief un fait nouveau, c'est que la structure des bras change avec l'âge. Ce fait important demeurant inconnu, on ne s'étonnera pas que les anatomistes qui vont maintenant reprendre la question donnent de ma description des bras de Comatules les interprétations les plus diverses.

L'année 1876 voit paraître presque simultanément cinq mémoires sur les Comatules : un de Ludwig, un de Greeff, un de Teuscher, un de William Carpenter et un de Herbert Carpenter.

Le travail de Ludwig n'est que le résumé rapide d'un mémoire paru en 1877 et sur lequel nous aurons à nous étendre longuement ; nous le laisserons pour le moment de côté, afin d'étudier les travaux qui n'ont pas reçu depuis de plus amples développements.

Idées de W. Carpenter (1876). — Les documents publiés à cette

(1) Annals and Magazine of natural History, september 1875. — *Brief observations on the Anatomy of Comatula* by C. Semper, with an Addendum, by W. C. Carpenter. — Note de la page 7 du tirage à part.

époque par William Carpenter ayant été rassemblés, au moins en partie, à l'époque où il publiait son premier mémoire, on peut considérer son travail complémentaire comme ayant la priorité sur les autres; il convient donc de s'en occuper tout d'abord. C'est, dit William Carpenter dans l'Introduction de son travail, parce que j'aurais reproduit les erreurs de Müller que Semper se décida à publier la note analysée ci-dessus : je n'aurais pas plus que Müller reconnu le véritable canal tentaculaire (1). Ceci doit être relevé en passant; on vient de voir, en effet, que non seulement j'ai reconnu ce canal, *qui a précisément échappé à Semper*, mais que j'ai le premier indiqué les véritables connexions que présentent les tentacules avec lui, connexions qui avaient été mal décrites par Wyville Thomson et par W. Carpenter; ce que j'ai contesté, c'est l'existence du *canal cœliaque* que l'on observe bien réellement chez les Comatules adultes, mais qui ne prend qu'assez tard une importance réelle, ne se montre même pas tout de suite, et dont on verra plus loin le mode de formation. Il est assez curieux que l'attention de W. Carpenter, qui avait reconnu l'erreur de Semper, qui savait que Wyville Thomson n'avait pas vu non plus le canal cœliaque, n'ait pas été appelée sur l'évolution tardive de ce canal, ce qui aurait de suite vidé la question. Quoi qu'il en soit, c'est la raison qui avait déterminé le professeur Semper à publier sa note de 1874, qui décida W. Carpenter à publier son résumé en 1876. Ce résumé contient un certain nombre de faits nouveaux.

Les organes contenus dans le calice sont les appareils digestif et hématogène, les parties centrales des systèmes circulatoire et respiratoire, ainsi que le prolongement de la corde axiale du pédoncule *d'où partent les rachis génitaux qui passent dans chaque bras*. A cet égard, W. Carpenter n'est pas aussi affirmatif dans toutes les parties de sa note; il avoue n'avoir pas réussi à constater nettement, chez les Comatules adultes, l'union des rachis génitaux des bras avec le plexus que forme autour de la bouche le cordon

(1) Proceedings of the Royal Society, n° 166, 20 janvier 1876. — Note de la page 212.

axial; il est surtout arrivé à concevoir ces rapports par l'étude du développement, mais la figure à laquelle il renvoie n'est pas très convaincante. Le prolongement du cordon axial n'est d'ailleurs pas considéré comme faisant, à proprement parler, partie des organes génitaux, « qui sont, « comme on le sait depuis longtemps, disséminés dans certaines pinnules « des bras. » Cette restriction est fâcheuse, car elle laisse place à d'autres interprétations qui viendront bientôt embrouiller les idées et feront oublier tout ce qu'il y avait de fondé dans les présomptions du savant anglais. William Carpenter maintient, dans sa note, sa description fautive des rapports des tentacules avec les festons qui bordent le canal tentaculaire; mais il semble, en outre, avoir subi l'influence de Semper relativement au système des canaux tentaculaires. En effet, le canal circulaire péribuccal dans lequel aboutissent ces canaux n'est, suivant lui, qu'un repli des téguments communiquant librement, sur tout son parcours inférieur, avec la cavité générale. Il ne serait séparé que par des trabécules de tissu conjonctif dont le nombre irait toujours croissant. Cette sorte de gouttière annulaire ne serait même que temporaire, et sa cavité serait bientôt oblitérée par des filaments et des tractus de tissu conjonctif, ainsi que par les bases d'insertion de petits cœcums tubulaires (les *tubes hydrophores*), dont il dit ignorer les relations précises.

W. Carpenter a revu les *entonnoirs vibratiles* ou *pores calicinaux* du tégument ventral; mais il les décrit comme se prolongeant *probablement* dans l'épaisseur des téguments et comme conduisant dans un système de lacunes résultant de ce que le péritoine, dont le feuillet interne enveloppe de toutes parts les viscères, n'est pas partout adhérent par son feuillet externe avec les parois du corps. Les pores calicinaux conduiraient donc de l'eau propre à la respiration dans la partie de la cavité générale extérieure au péritoine. Nous retrouvons désormais chez tous les anatomistes qui se sont occupés des Crinoïdes cette *idée* que la cavité générale de ces animaux communique *directement* avec l'extérieur par les pores calicinaux; nous démontrerons plus loin que c'est là une opinion erronée; mais nous pouvons déjà faire remarquer que, si cette communication existait réellement, elle constitue-

rait une disposition tout à fait spéciale aux Crinoïdes. On ne la rencontre sous cette forme chez aucune autre classe d'Échinodermes.

La cavité générale du corps présente elle-même de remarquables particularités. Elle est presque entièrement remplie par les circonvolutions du tube digestif, décrivant une sorte d'hélice. Or, d'une part, cette hélice tourne autour d'une columelle que son péritoine contribue à former, et dont les parois, incomplètement closes, circonscrivent une partie de la cavité générale ; d'autre part, à la base du calice, l'hélice intestinale laisse un espace vide annulaire, la *véritable cavité générale,* qui se continue dans les bras pour former le *canal cœliaque.* La cloison qui sépare le *canal cœliaque* du *canal sous-tentaculaire* se résorberait vers l'extrémité des bras, suivant Carpenter ; les deux canaux communiqueraient par conséquent ensemble, et le liquide allant dans les canaux sous-tentaculaires, qui seraient ainsi « *artériels* », de la base des bras vers leur sommet, pourrait revenir du sommet à la base par l'intermédiaire des canaux cœliaques, qui seraient « *veineux* » ; il effectuerait ainsi une véritable circulation qui serait complète si la cavité générale communiquait avec le canal de la columelle (1). Cette communication, Carpenter l'admet; suivant lui, le canal columellaire s'ouvre par en bas dans le cœlome très réduit auquel aboutissent les canaux cœliaques. Voilà donc un appareil circulatoire complet, constitué à la vérité, en partie, aux dépens de la cavité générale, mais si bien construit sur le plan de l'appareil circulatoire des animaux supérieurs (2), qu'il a même l'équivalent des vaisseaux mésentériques. La cavité de la columelle communiquerait, en effet, latéralement avec un espace compris entre le péritoine et le tube digestif, et se divisant, en haut, en cinq branches qui se continuent dans les bras pour former les canaux sous-tentaculaires. Dans cet espace se rassemblerait le chyle.

Dans ses *Brief Observations* ou *Kürze Bemerkungen*, Semper suppose (3)

(1) Page 226, *op. cit.*

(2) Page 227, *op. cit.*

(3) Page 4 de la traduction anglaise : It seems to me that Perrier as been misled by the German woord *Gefäss.*

que j'ai été induit en erreur, au sujet des observations de Carpenter, par le mot allemand *Gefâss*. « Perrier, dit-il, appelle le canal tentaculaire un *canal,* voulant indiquer par là que ce conduit appartient à un système de vaisseaux séparés de la cavité générale ; tandis qu'il ne donne pas ce nom aux prolongements tubulaires de la cavité générale, parce que la cavité du corps et par conséquent ses prolongements sont supposés distincts du système vasculaire. » Il est bien certain cependant, d'après ce qui précède, que W. Carpenter a entendu représenter les parties de la cavité générale dont nous venons de parler, comme représentant *physiologiquement* ce qu'on nomme chez les animaux supérieurs un *appareil circulatoire ;* et comme *morphologiquement* cet appareil circulatoire est bien souvent dérivé de la cavité générale et lui fait, tout au moins, de fréquents emprunts, je n'ai pas eu à me méprendre sur le sens du mot allemand *Gefâss*, que d'ailleurs W. Carpenter, écrivant en anglais, n'a pas eu à employer. J'ajouterai que le mot français *vaisseau* a en français des significations pour le moins aussi variées que le mot *Gefâss* en allemand, et qu'un anatomiste qui appellerait la cavité générale du corps, fût-elle tubulaire, un « vaisseau », ce dont à la rigueur il aurait le droit, risquerait fort d'être mal compris.

La circulation étant complète quand le sang a parcouru le canal columellaire, les cinq paires de vaisseaux sous-tentaculaires, les cinq paires de canaux cœliaques et la partie de la cavité générale dans laquelle ils viennent s'ouvrir, W. Carpenter est conduit à considérer le système des *canaux tentaculaires* comme un système indépendant, quoique lui aussi dérivé de la cavité générale. Ce serait « un appareil respiratoire spécial, servant à l'aération d'un fluide qui peut être regardé, à la manière du sang rouge d'une Térébelle, comme n'étant pas autant nourricier que respiratoire... « *Si,* comme je le pense, ajoute W. Carpenter, *l'eau de mer arrive à travers les entonnoirs ciliés du périsome oral jusque dans le cœlome,* le fluide circulant (dans les cavités des bras) correspondrait, avec ses caractères mixtes, au fluide *chyléo-aqueux* de beaucoup d'Invertébrés aquatiques. » La circulation dans les bras aurait spécialement pour but la nutrition active de l'appareil génital qui serait ainsi compris entre une

artère et une veine, le sang contenu dans l'artère étant lui-même oxygéné par le fluide qui circule dans le canal tentaculaire.

Toute cette théorie est sans doute aussi ingénieuse que séduisante ; elle pèche cependant par quelques points d'importance. En effet, les canaux tentaculaires, d'après la description de W. Carpenter, s'ouvrent dans la cavité générale ; dès lors on ne voit pas bien comment ils pourraient contenir un liquide très différent du liquide qu'il nomme *chyléo-aqueux ;* d'autre part, il est bien établi que les organes segmentaires des Vers auxquels W. Carpenter songe évidemment en décrivant le rôle des entonnoirs vibratiles du tégument ventral portent au dehors le liquide qu'ils contiennent au lieu d'introduire de l'eau dans la cavité générale ; la comparaison que W. Carpenter cherche à établir entre l'organisation des Vers annelés et celle des Crinoïdes est donc dès maintenant contestable. Il n'est pas même utile de la retenir, car nous aurons à l'opposer à l'idée que, suivant nos recherches, il faut se faire de l'organisation des Crinoïdes et de l'ensemble des Échinodermes.

W. Carpenter insiste de nouveau sur l'idée que les cordes contenues dans l'axe calcaire des bras et des cirres sont de nature nerveuse. Les parois de la vésicule cloisonnée auxquelles ils aboutissent constituent donc un centre nerveux. « Dans la portion dorsale de cet organe, au fond de la cuvette centro-dorsale, il y a une succession de verticilles de cinq feuillets triangulaires, augmentant graduellement de dimensions à partir de la base de la cuvette ; plusieurs des feuillets supérieurs se divisent à leur extrémité libre en trois cordes qui vont chacune à un cirre... il est probable que l'organe à cinq chambres n'est lui-même qu'un dernier verticille qui, par la formation dans sa substance de cavités ventriculaires (analogues aux ventricules latéraux du cerveau), arrive à occuper toute la cavité de la cuvette centro-dorsale élargie. Cette vue, qui prive les chambres de l'organe cloisonné de toute signification physiologique, est confirmée parce que j'ai vu de la structure de l'axe qui occupe l'intérieur de la tige des vrais *Pentacrinus* (1). »

(1) Dr W. B. Carpenter. — On the Structure and Development of *Antedon rosaceus*. — *Proceed. of the Royal Society*. — 20 janvier 1876, page 219.

Il est facile maintenant de résumer en peu de mots les idées du Dr W. B. Carpenter sur l'organisation des Comatules. Ces animaux possèdent un tube digestif d'abord creusé dans le sarcode, mais qui s'isole de plus en plus de manière qu'une cavité se constitue entre ses parois et celles du corps. Une première différenciation donne naissance au canal péribuccal et aux vaisseaux tentaculaires des bras, qui constituent un système comparable au système des vaisseaux à sang coloré des Vers annelés ; une nouvelle différenciation de cette cavité donne naissance à un appareil circulatoire complet comprenant dans chaque bras une artère et une veine. De l'eau pénètre dans la cavité générale par les entonnoirs vibratiles du tégument ventral. Les rachis génitaux des bras se rattachent vraisemblablement au cordon axial contenu dans la columelle. Le système nerveux central n'est autre chose que l'organe cloisonné représenté comme un cœur par Heusinger et Müller ; les cordons qui en naissent sont les nerfs.

Cette théorie si simple n'est du reste présentée qu'avec des réserves telles, qu'Herbert Carpenter lui-même, en parlant des cordons considérés comme nerveux par son père, se servira encore, au mois de mars 1876, de la formule « (?) *nerves* » (1). Dans ce même travail, Herbert Carpenter signale que dans le mâle de l'*Antedon Eschrichtii* le rachis génital est situé dans une cavité empruntée au canal subtentaculaire, tandis qu'il se trouve chez la femelle de l'*Actinometra armata* dans une cavité distraite du canal cœliaque (2). Se fondant sur les observations de son père relativement au développement et à la structure de l'anneau péribuccal, il conteste qu'on puisse homologuer les canaux tentaculaires des Crinoïdes avec le système des canaux ambulacraires des autres Échinodermes, et montre que le prétendu nerf décrit par Semper à la place du canal tentaculaire n'est pas ce canal tout entier, mais un épaississement de son plancher inférieur.

On voit par là combien les idées sont encore peu fixées, et l'on ne s'étonnera pas de voir qu'en Allemagne les déterminations du Dr William

(1) Herbert Carpenter, *Remarks on the Anatomy of the arms of the Crinoïds.* — Journal of Anatomy and Physiology, t. X, 1876, p. 582.

(2) *Ibidem*, page 583.

Carpenter contraires à celles de Johannes Müller aient de suite rencontré quelque opposition.

Recherches de Greeff (1876). — Presque au moment où W. Carpenter communiquait à la Société royale de Londres le résultat de ses recherches sur l'organisation des Comatules, le professeur Greeff lisait devant la Société pour l'avancement des sciences naturelles de Marbourg une note sur l'organisation des Crinoïdes, dans laquelle il se montre en désaccord sur plusieurs points avec le savant anglais (1). Comme je l'avais fait moi-même en 1873, Greeff dénie d'abord au cordon qui occupe l'axe du squelette la qualité de cordon nerveux. Le nerf principal des bras et des pinnules est pour lui une large bande qui occupe le fond de la gouttière tentaculaire, et qu'il identifie avec ce que j'ai décrit en cet endroit comme une *bandelette musculaire*. Mais ce que Greeff appelle le nerf est évidemment, d'après ses figures, l'épithélium cilié de la gouttière ambulacraire, au-dessous duquel se trouve la bandelette musculaire en question. Au-dessous de son prétendu nerf, Greeff figure un canal que désormais tous les anatomistes reverront comme lui et qu'il appelle le *vaisseau nervien*. Il pense ainsi avoir retrouvé chez les Crinoïdes l'équivalent du nerf radial des autres Échinodermes et de son vaisseau ; dans cette hypothèse, le système nerveux chez tous les Échinodermes présente les mêmes rapports morphologiques ; cette idée séduisante entraîne de la même façon Teuscher, Ludwig et jusqu'à Herbert Carpenter, qui, pour ne pas abandonner son père, se trouve obligé d'admettre l'existence d'un *système nerveux ambulacraire* et d'un *système nerveux squelettique*.

Par l'existence du canal nervien, Greeff pense expliquer comment j'ai été conduit à attribuer deux enveloppes au canal tentaculaire, et il veut bien dire que ma « description n'est pas aussi erronée que Ludwig le croit ». Mais le canal nervien eût-il une existence réelle, ce que nous aurons plus tard à examiner, je ne crois pas qu'il explique suffisamment les dispositions

(1) Prof. R. Greeff, *Ueber den Bau der Crinoïden*. — Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. — 13 janvier 1876.

que j'ai figurées et qui m'ont conduit à admettre que le canal tentaculaire est entouré d'une double enveloppe ; ces dispositions sont constantes chez l'*Antedon rosacea ;* elles frappent immédiatement dès qu'on examine au microscope un bras par sa face ventrale; elles s'apercoivent avant comme après l'action des réactifs, et pour n'avoir qu'une importance histologique méritent toute autre chose que la simple fin de non-recevoir qui leur a été opposée par les anatomistes qui n'ont étudié que des coupes.

Les canaux nerviens aboutissent intérieurement à un canal oral circulaire. Au-dessous d'eux, au-dessous du cercle oral se trouve le système des canaux tentaculaires auquel Greeff attribue la signification de vaisseaux ambulacraires. Il a revu les tubes ciliés intérieurement que supporte l'anneau ambulacraire buccal et n'a pu réussir à déterminer si ces tubes s'ouvraient ou non dans la cavité générale par leur extrémité libre. Il est à noter cependant que Greeff n'a jamais réussi à les injecter, alors même qu'il remplissait entièrement de matière colorante la cavité générale.

Greeff considère les trois canaux des bras comme de simples prolongements de la cavité générale ; pour lui, ces trois canaux, arrivés dans le calice, s'ouvrent dans un système complexe de lacunes qu'il ne cherche pas à mieux définir ; il croit que dans les pinnules ces trois cavités se confondent en une seule, ce qui n'est pas exact. En poussant une injection vers le disque d'un point quelconque de la gouttière ambulacraire, Greeff a vu le liquide coloré perler à la surface du tégument ventral du calice par de petits orifices qui ne sont autre chose que les entonnoirs vibratiles déjà signalés ; il en conclut que ces orifices et les canaux qui leur font suite dans les téguments servent à introduire l'eau de mer dans la cavité générale, comme l'avaient pensé Müller, Grimm et Carpenter.

Mais ce procédé de recherche n'est pas assez précis pour autoriser une semblable conclusion ; si les entonnoirs en question étaient reliés à un système de canaux indépendants de la cavité générale et qui puissent être injectés par la méthode de Greeff, ils devraient de la même façon fournir une issue à la matière colorée ; Greeff ne nous dit pas si en injectant la matière colorée par un point quelconque de la paroi du corps

il obtient le même résultat, ce qui devrait être si les entonnoirs vibratiles s'ouvrent simplement dans la cavité générale.

Outre le système des vaisseaux ambulacraires, Greeff décrit un appareil vasculaire complètement clos qui aurait pour centre l'organe décrit comme un cœur par Heuzinger et Müller, organe dont il croit avoir reconnu le premier le singulier cloisonnement, déjà signalé cependant en 1866 par William Carpenter. De la partie dorsale du cœur partent, suivant Greeff, dix vaisseaux réunis peut être par un cercle vasculaire dorsal, avant de devenir les dix vaisseaux définitifs dont cinq sont *radiaux* et cinq *interradiaux*. Les cinq vaisseaux radiaux se rendent dans l'axe calcaire des bras; ils sont enveloppés par la corde fibreuse que W. Carpenter considère comme un nerf. Les vaisseaux interradiaux se ramifient en partie dans les espaces interradiaux du calice, en partie dans le tégument dorsal des bras. Du cœur partent également des vaisseaux qui parcourent toute l'étendue des cirres; ces canaux axiaux des cirres existent réellement et n'avaient pas été vus par W. Carpenter. Les cinq cloisons cardiaques n'arrivent pas jusqu'à l'axe vertical du cœur, elles laissent autour de cet axe un espace dont la section est de forme étoilée et dans lequel viennent s'ouvrir de nombreux vaisseaux venant de la cavité générale du corps, descendant jusqu'à la base du cœur, où ils s'ouvrent sans doute dans ses cavités. On ne peut douter que Greeff n'ait vu ces vaisseaux de la cavité générale dont il décrit le revêtement épithélial et dont il signale d'une manière exacte le trajet; il doit donc partager l'honneur de leur découverte avec Ludwig, à qui Herbert Carpenter l'attribue toujours exclusivement.

« Immédiatement à ces vaisseaux s'unit, du côté ventral, ajoute-t-il (1), un gros organe lobé, glandulaire, qui s'étend loin dans la cavité du corps, et duquel les vaisseaux semblent partir. » Cet organe, sur la signification duquel Greeff ne se prononce pas pour le moment, est celui que

(1) Loc. cit., page 28.

William Carpenter a décrit comme le cordon axial duquel se détachent les rachis génitaux.

Greeff décrit enfin les rachis génitaux non pas comme des cordons pleins, à la façon de Carpenter et de Semper, mais comme des tubes sur les parois desquels se forment les œufs et les spermatozoïdes ; ces éléments tombent ensuite dans la cavité du tube et sont conduits par elle jusqu'aux pinnules. Les tubes génitaux sont eux-mêmes contenus respectivement dans des canaux qui viennent s'ouvrir dans la cavité générale du corps.

Le 18 mai de la même année, Greeff complète ces données par quelques indications nouvelles relatives au cœur des Crinoïdes (1). Dans les jeunes larves de Comatules dont les tentacules buccaux sont encore enfermés sous le tégument primitif du calice, le professeur de Marburg a déjà vu la corde glandulaire dans laquelle viennent s'ouvrir les vaisseaux contenus dans la cavité axiale du cœur. Dans ces jeunes larves, la cavité générale, qui entoure le sac digestif, est déjà divisée en deux étages par une cloison transversale, et à la base du calice ou, si l'on veut, au sommet du pédoncule, on aperçoit le rudiment du cœur. La corde cellulaire qui représente l'organe glandulaire lobé de l'adulte aboutit du côté ventral à la cavité supérieure du corps, qui apparaît ainsi comme le premier sinus sanguin ; du côté dorsal, elle traverse le cœur et se continue avec le canal qui occupe l'axe du pédoncule. Cette corde cellulaire ne présente donc, au moins à ce moment, dit Greeff, aucun rapport avec l'anneau aquifère qui entoure la bouche.

Dans une Comatule adulte, le système vasculaire est ainsi constitué : du cœur, suffisamment décrit précédemment, partent les vaisseaux axiaux des cirres, au nombre de trente environ ; à l'intérieur du cône que circonscrivent ceux-ci, d'autres canaux partent également du cœur et traversent simplement la plaque centro-dorsale pour s'ouvrir au dehors. Greeff n'a pas reconnu dans ces canaux les canaux irrigateurs des premières rangées de

(1) Même recueil, mai 1876, n° 5, p. 82.

cirres qui sont tombées; il en fait des organes spéciaux et se trouve ainsi conduit à assimiler la plaque centro-dorsale des Crinoïdes à la *plaque madréporique* des autres Échinodermes. Il a vu que tous ces vaisseaux sont partagés en deux cavités superposées par une cloison horizontale traversant toute leur longueur, et les figure comme naissant non pas du cœur, mais du cordon vasculaire ventro-dorsal qui le traverse. Ce dernier se prolonge en un volumineux corps glandulaire jusqu'au voisinage de la bouche; « *là il se résout en réseau vasculaire à ramifications nombreuses, qui semble se relier avec le réseau sanguin, autrement développé, de la partie antérieure du corps*(1).» Cet abondant réseau vasculaire péribuccal, qui semble avoir, en partie au moins, échappé à Ludwig et qu'Herbert Carpenter a cru depuis découvrir, est très probablement ce que le jeune naturaliste d'Eton appelle le *plexus labial*, plexus qui aboutit lui-même, lorsqu'il est plus développé, à l'*organe spongieux*. La découverte de ce réseau appartient à Greeff, dont la description est tout aussi bonne que celles qui en ont été données depuis. Un instant, Greeff a pensé que ce réseau était en communication avec les tubes nés de l'anneau ambulacraire, décrits par Carpenter et Ludwig, et qui leur sont étroitement juxtaposés; mais il n'a pu « démontrer aucun passage direct des uns dans les autres. Encore moins, dit-il, n'existe-t-il aucun lien entre le corps vasculaire et les orifices s'ouvrant sur le tégument ventral, décrits par Johannes Müller chez le *Pentacrinus caput « Medusæ;* par Grimm, par Perrier et par moi chez l'*Antedon europæus,* orifices qui conduisent l'eau de l'extérieur dans la cavité générale ». Cette opinion demeure celle de tous les autres observateurs; nous verrons cependant que la première impression de Grimm était la bonne; que justement les orifices en question conduisent l'eau tout à la fois dans les tubules ambulacraires péribuccaux et dans les vaisseaux, et nous montrerons, en outre, comment ces diverses connexions arrivent à s'établir.

Recherches de Teuscher (1876). — Les résultats publiés par Rein-

(1) Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. — N° 5. — Mai 1876. — S. 91.

HOLD TEUSCHER dans le *Jenaische Zeitschrift* (1) sont indépendants de ceux de Ludwig et de Greeff et se font remarquer par une plus grande précision de détails histologiques. Teuscher essaye d'abord de déterminer la structure histologique du cordon axial contenu dans les articles calcaires des bras ; il y voit d'innombrables fibres d'une extrême délicatesse et des noyaux, dont la nature demeure indécise en raison de l'ignorance où nous sommes de la structure du système nerveux des Échinodermes chez lesquels on peut le déterminer avec certitude. Les cordons axiaux des bras aboutissent au prétendu cœur que Teuscher propose de nommer simplement *centre vasculaire ;* ils forment par leur union autour de ce centre un anneau comparable à l'anneau nerveux des autres Échinodermes. « Une coupe horizontale dans la région occupée par cet anneau montre l'extrémité de la columelle qui s'élève du corps de centre vasculaire ; une figure circulaire, dont la partie phériphérique présente cinq grands orifices, et la partie centrale autant de petits orifices tous circonscrits par un épithélium facilement reconnaissable. L'espace annulaire compris entre l'anneau formé par les cordons axiaux des bras et la columelle est rempli, à sa partie supérieure, par un réseau vasculaire très compliqué, à parois présentant des formations calcaires. Ce réseau, en rapport dans cette région avec les sinus vasculaires qui entourent l'intestin, s'élargit à sa partie inférieure en un large vaisseau circulaire au-dessous duquel il se prolonge en dix sacs pénétrant dans la plaque centro-dorsale en se dirigeant en bas et en dehors. Cinq de ces sacs sont interradiaux et cinq radiaux (page 244). »

De l'anneau formé par les cordons des bras partent dix branches qui contournent ces sacs, se réunissent de nouveau au-dessous d'eux et forment une sorte de coupe constituant la paroi de ce centre vasculaire, dont le cloisonnement est décrit par Teuscher comme d'habitude. Suivant lui, les cinq vaisseaux étroits qu'on observe à l'intérieur de la columelle s'élar-

(1) *Beiträge zur Anatomie der Echinodermen.* — Jenaische Zeitschrift. — Bd X, 1876, pages 243 à 262, pl. VII.

gissent à la base et fournissent les vaisseaux axiaux des cirres, dont nous avons parlé en exposant les recherches de Greeff; il ne serait pas impossible, suivant Teuscher, que le redressement des cirres fût produit par une injection de liquide dans ces vaisseaux.

La cavité inférieure des bras nommée *canal cœliaque* par Carpenter devient pour Teuscher un *vaisseau musculaire*, c'est-à-dire chargé de nourrir les muscles, qui se prolonge dans les pinnules et s'ouvre, à la base du calice, dans le vaisseau annulaire déjà décrit comme se trouvant en rapport avec ceux de la columelle et ceux qui entourent le tube digestif.

Quant aux *canaux sous-tentaculaires* de l'anatomiste anglais, Teuscher, qui les nomme *vaisseaux latéraux*, les décrit comme se prolongeant au-dessous de la gouttière ambulacraire du tégument ventral jusqu'au voisinage de la bouche; là, ils émettraient perpendiculairement à leur direction un nombre considérable de branches très rapprochées, mais très régulièrement espacées, qui s'anastomoseraient entre elles et avec les vaisseaux voisins pour former un abondant réseau vasculaire occupant tout l'espace compris entre les parois du corps et l'intestin, mais n'ayant aucune communication avec la cavité générale. Cette description comprend évidemment le réseau déjà décrit par Greeff, et qui correspond au *plexus labial* et au *corps spongieux* dont parlera plus tard Herbert Carpenter ; seulement Teuscher n'a pas décrit le contenu de la cavité générale d'une manière suffisante pour qu'on soit assuré qu'il a su distinguer les véritables vaisseaux des innombrables trabécules de tissu conjonctif qui traversent cette cavité et des lacunes que les trabécules eux-mêmes laissent entre eux.

D'ailleurs, notre auteur décrit autrement que Greeff l'origine du réseau vasculaire de la cavité générale. Greeff fait naître, pour ainsi dire, ce réseau des vaisseaux de la columelle, et laisse totalement en dehors de l'appareil vasculaire les cavités des bras, simples prolongements de la cavité générale. W. Carpenter comprend, comme Teuscher, les cavités des bras dans l'appareil circulatoire; mais pour lui, la cavité générale tout entière fait, en somme, partie de cet appareil, les vaisseaux décrits

par Ludwig, probablement vus par Greeff, peut-être par Teuscher, lui ayant échappé certainement. Teuscher, enfin, quelles que soient les confusions que lui attribue Ludwig, admet l'existence d'un appareil circulatoire distinct de la cavité générale, avec laquelle les cavités des bras n'ont plus rien à faire. Ces cavités, selon lui, sont exclusivement en rapport avec l'appareil vasculaire; elles ne sont plus que des *vaisseaux* dans toute l'acception du mot. Nous verrons plus tard qu'il y a quelque chose d'exact dans ces trois conceptions si différentes, en apparence.

Les trois vaisseaux des bras communiqueraient entre eux, suivant Teuscher, dans toute la longueur des bras par un grand nombre de pertuis aboutissant à la quatrième cavité des bras, la cavité bien connue qui contient le *rachis* ou plutôt le *tube génital* (1). Dans les pinnules stériles de la base des bras, ces anastomoses sont tellement développées que le vaisseau musculaire, la cavité génitale et les vaisseaux latéraux, confondus en un seul, semblent ne faire qu'une seule et même cavité.

Teuscher ne considère pas le *rachis* ou *tube génital* comme appartenant essentiellement à l'appareil reproducteur. Il fait remarquer que chez tous les Échinodermes, autres que les Crinoïdes, cet appareil est contenu dans la cavité générale du corps ; qu'il en était nécessairement ainsi chez les Crinoïdes anciens à bras rudimentaires, et qu'on doit dès lors considérer cette disposition comme primitive. Chez ces derniers Crinoïdes, les organes génitaux, d'abord contenus dans le calice, se seraient prolongés dans les bras rudimentaires ; ces bras prenant un développement de plus en plus grand, l'appareil génital les aurait envahis, abandonnant le calice, et le tube génital ne serait que le reste de la voie qu'ils se seraient ouverte pour arriver dans les pinnules. Teuscher aurait pu appuyer dans une certaine mesure cette façon de voir sur ce qu'on observe chez les Pycnogonides ;

(1) Dans la comparaison de ses résultats avec ceux de Semper, Teuscher ne s'est pas aperçu que Semper n'avait pas vu le véritable canal tentaculaire. Comme chez l'*Actinometra* des Philippines, étudiée par Semper, la cavité génitale est très élargie et semble séparée en deux autres, par suite du développement dans les bras de deux expansions latérales du rachis génital; Teuscher voit dans cette double cavité l'équivalent des *vaisseaux latéraux* ou *sous-tentaculaires*. Aussi s'étonne-t-il à bon droit des différences que présentent l'*Actinometra* de Semper et nos *Antedon*.

mais nous verrons que si l'appareil génital a passé réellement du calice dans les bras, c'est par un tout autre procédé. Chez les mâles, les éléments séminaux sont émis par un orifice permanent de la pinnule ; chez les femelles, c'est par déhiscence de la pinnule que les œufs sont mis en liberté.

Le canal tentaculaire décrit par Wyville Thomson, W. Carpenter, moi et Greeff, présente, suivant Teuscher, un court cæcum en face de chaque tentacule. En réalité, il n'y a pas là de cæcums séparés les uns des autres ; il s'agit simplement d'une partie de la cavité tentaculaire rétrécie verticalement par la contraction des nombreuses fibres qui la traversent ; c'est cette partie du canal tentaculaire qui apparaît quand on regarde de face la gouttière tentaculaire comme un espace extérieur à la lumière propre du canal tentaculaire et compris entre une enveloppe qui lui serait propre et l'enveloppe de la cavité tentaculaire proprement dite. Je montrerai plus loin que cette description à laquelle je m'étais arrêté en 1873, pour être incomplète, n'est cependant pas inexacte.

Le mode de groupement des tentacules que j'ai décrit dans mon mémoire de 1873 est confirmé ; mais Teuscher m'attribue une erreur que je n'ai pas commise ; il croit que je considère les bases des triades de tentacules comme reposant simplement sur les festons de la gouttière ambulacraire, auxquels elles seraient lâchement fixées ; je dis au contraire (1) : « Le grand tentacule sépare complètement les deux festons consécutifs entre lesquels il est situé, *de sorte que ceux-ci se raccordent avec lui par leur base*, tandis que les petits tentacules *émergent* entre l'axe des bras et le sommet du feston, de façon que par une portion de leur étendue ils reposent sur la surface ventrale de celui-ci. C'est probablement cette circonstance qui a causé la méprise de Wyville Thomson. » Les mots soulignés supposent évidemment que la base des triades de tentacule fait corps avec les festons, dont les petits tentacules n'arrivent à se dégager que peu à peu ; c'est du reste à peu près ce qu'ont vu Wyville Thomson et W. Carpenter, qui

(1) Loc. cit., page 45.

avaient seulement mal interprété les rapports des festons avec le canal tentaculaire d'une part, avec le grand tentacule d'autre part.

Comme Greeff, Teuscher décrit entre le canal tentaculaire et l'épithélium de la gouttière ambulacraire un dernier canal plus petit que tous les autres, envoyant des branches jusque dans les tentacules, mais *dépourvu d'épithélium intérieur, contrairement à tous les autres.* Ce canal, identique au *canal nervien* décrit par Greeff, est considéré par Teuscher comme identique à la *bandelette musculaire* que j'ai figurée dans une position correspondante et que Greeff fusionne avec l'épithélium de la gouttière ambulacraire pour en faire le *nerf radial.* Cette bandelette est bien réellement la *cause efficiente* de ce prétendu vaisseau tout artificiel, mais elle ne saurait être identifiée avec un vaisseau. Teuscher retrouve du reste lui-même, appliquée contre le tégument de la gouttière ambulacraire, une bande de fibres longitudinales qui correspond beaucoup mieux à celle que j'ai figurée. Mais il a sur ces téguments des idées particulières, quoique se rapprochant à certains égards de celles de Greeff. Ce tégument se décompose en deux couches d'égale épaisseur : l'une interne, claire ; l'autre externe, opaque, fortement colorée par le carmin ; cette dernière est seule épithéliale. La couche interne, granuleuse, nettement séparée des parois du vaisseau sous-jacent, est traversée par des fibres verticales à contours très nets qui se ramifient en passant dans la couche supérieure. Entre ces fibres se trouvent des cellules isolées et des amas pigmentaires ; cette couche présente, en outre, *sur son côté interne,* des *fibres longitudinales* et de grosses cellules arrondies. Dans la couche externe, tout l'intervalle des fibres issues de la couche interne est rempli par des cellules ovales qui se prolongent en fibres à leur extrémité interne ; ces cellules sont recouvertes par une mince cuticule dans laquelle se terminent les fibres et que sécrète une matrice formée de très petites cellules ; la cuticule est traversée par des cils vibratiles. Teuscher compare cette structure de la gouttière ambulacraire à ce qu'il a trouvé dans la gouttière ambulacraire des Étoiles de mer, et comme on s'accorde généralement à attribuer aux téguments formant le fond de cette gouttière la signification d'un *nerf ambulacraire,* comme le système nerveux de tous

les Échinodermes, ou ce que l'on appelle ainsi chez eux, est toujours étroitement uni aux téguments, notre auteur n'hésite pas à voir dans le tissu ambulacraire des Comatules un véritable nerf, sans repousser toutefois d'une manière absolue l'opinion de W. Carpenter et de Semper, qui voient avec raison un nerf dans le cordon axial du squelette. Teuscher trouve seulement que ce nerf brachial, s'il existe, devient fort embarrassant pour la morphologie générale des Échinodermes.

La description que donne Teuscher des entonnoirs vibratiles du calice mérite une attention particulière ; il affirme que ces entonnoirs s'ouvrent, non dans la cavité générale, comme le disent W. Carpenter, Greeff et peut-être Müller, mais dans les anastomoses des vaisseaux latéraux. Teuscher ajoute que le seul rôle qu'il puisse attribuer aux tubes suspendus à l'anneau ambulacraire buccal est de faire communiquer les vaisseaux de la cavité générale avec les canaux ambulacraires ; malheureusement, il n'a pu voir les ouvertures des tubes de l'anneau ambulacraire qui flottent dans les vides du réseau vasculaire, et il n'a réussi à injecter ni les vaisseaux ambulacraires ni leurs fines ramifications.

Teuscher admet donc que le système des canaux ambulacraires et le système de ce qu'il nomme les vaisseaux communiquant ensemble ne constituent en un mot qu'un seul et même système ; il diffère complètement en cela de Greeff, pour qui les deux systèmes sont séparés ; ces deux opinions devraient maintenant se trouver en présence ; malheureusement, Teuscher, en affirmant la communication entre les deux systèmes, émet une simple hypothèse qu'il ne démontre pas, et comme il s'agit ici d'une démonstration difficile à donner, que l'autre opinion a pour elle tous les faits négatifs, elle ne tardera pas à s'accréditer, bien qu'elle soit en réalité inexacte. Quant à l'opinion de W. Carpenter, qui faisait de l'appareil ambulacraire une simple dépendance de la cavité générale ; elle va définitivement disparaître devant les remarquables découvertes embryogéniques de Götte. Aussi bien, ces découvertes imposent-elles à tous les auteurs qui vont désormais s'occuper des Comatules une conception nouvelle de l'organisation de ces animaux. Il est indispensable de les faire maintenant con-

naître pour permettre de comprendre les déterminations anatomiques auxquelles vont s'arrêter Ludwig et Herbert Carpenter.

Recherches embryogéniques de Metschnikoff (1871) et de Götte (1870). — Depuis Wyville Thomson, un seul observateur, Metschnikoff, avait étudié les premières phases de l'embryogénie des Comatules (1). Metschnikoff avait cru voir que chez les embryons de ces Échinodermes le sac digestif primitif ne fournit pas ces diverticulums qui, chez les autres représentants de cet embranchement, arrivent à tapisser la cavité générale et forment l'appareil ambulacraire. Il avait vu la cavité générale se cloisonner transversalement et croyait, comme W. Carpenter, que l'étage supérieur de cette cavité communiquait directement avec l'intérieur des tentacules ; il en avait conclu que les Comatules, à un certain âge, ne sont pas sans présenter quelque ressemblance avec les Bryozoaires adultes ; mais ce rapprochement repose simplement sur des observations incomplètes comme celles qu'on peut faire par transparence.

Les observations de Götte, qui ont été faites à l'aide de coupes, lui ont permis de suivre pas à pas, pour ainsi dire, les premières phases de la formation du tube digestif, des cavités péritonéales et du système des canaux ambulacraires ; elles ne permettent pas de douter qu'il n'y ait, à cet égard, la plus grande ressemblance entre les Comatules et les autres Échinodermes.

Les plus jeunes larves observées par Götte sont de simples gastrula, dont l'entoderme diffère à peine histologiquement de l'exoderme. Entre ces deux couches, le mésoderme est représenté par de nombreuses cellules étoilées libres, probablement détachées de l'entoderme pendant ou après son invagination dans l'exoderme. A ce moment, la jeune larve, encore contenue dans l'œuf, a déjà cependant tous les caractères extérieurs décrits par Wyville Thomson : les quatre rangées de cils vibratiles, la grande ouverture ventrale, *orifice d'invagination* ou *bouche primitive,* et même la

(1) Metschnikoff. — *Entwickelung von Comatula.* — Bulletin de l'*Académie des Sciences* de St-Pétersbourg, t. XV, 1871, page 509.

fossette postérieure, que ce naturaliste considérait comme un anus, mais qui ne contracte jamais aucune relation avec le sac digestif et demeure fermée au fond. L'orifice primitif de la gastrula ne tarde pas à se fermer; il demeure cependant toujours représenté par une fossette située entre la dernière et l'avant-dernière bande de cils, fossette prise à tort par Wyville Thomson pour une véritable bouche. Quant au sac digestif, après avoir perdu ses connexions primitives avec l'exoderme et s'être ainsi transformé en un sac complètement clos, il envoie vers lui un prolongement, le futur œsophage, qui aboutit entre la première et la deuxième bande de cils en un point un peu latéral, où l'exoderme se creuse en entonnoir. Le sac digestif s'accroît irrégulièrement, si bien qu'il finit, en raison de la localisation de son accroissement sur certains points, par présenter trois annexes en forme de sac : deux latéraux et un médian. On peut désigner désormais les sacs latéraux sous les noms de *sac péritonéal droit* et *sac péritonéal gauche ;* le sac péritonéal médian étant destiné à fournir le canal tentaculaire péribuccal ou l'*anneau ambulacraire,* peut être désigné sous le nom de *sac ambulacraire* ou conserver son nom de *sac médian.*

Les deux sacs péritonéaux naissent de la partie postérieure du sac digestif et grandissent en se dirigeant en avant; mais, en même temps, le sac droit se porte du côté dorsal et le sac gauche du côté ventral de la larve. L'un et l'autre se détachent bientôt complètement de l'intestin et grandissent tout à la fois par l'accroissement de leur cavité et par l'amincissement de leurs parois. Bientôt leur cavité est assez grande pour que leurs parois s'appliquent d'une part contre l'intestin, et d'autre part pressent contre l'exoderme les cellules jusque-là flottantes du mésoderme. Il ne semble pas rester de cellules mésodermiques entre les sacs péritonéaux et l'intestin. Les deux sacs en grandissant ainsi arrivent à se toucher tout autour de l'intestin, et celles de leurs parties qui s'affrontent forment, par leur accolement, une double cloison membraneuse, qui s'étend de l'intestin aux parois du corps, d'abord très obliquement par rapport à l'axe vertical de la larve. Peu à peu cependant, par suite du transfert de toutes la partie ventrale à sa partie supérieure, cette cloison devient exactement transver-

sale, et la cavité générale se trouve ainsi divisée en deux étages, comme l'ont vu W. Carpenter et Metschnikoff; mais la cavité supérieure n'a aucun rapport avec les tentacules. L'étage supérieur est tapissé par le sac péritonéal gauche, l'étage inférieur par le sac péritonéal droit, qui envoie bientôt en arrière un prolongement en cul-de-sac destiné à occuper désormais l'axe du pédoncule. Le tissu mésodermique qui se presse autour de ce diverticule en diminue la lumière au point qu'elle cesse d'être reconnaissable, de sorte que la cavité du corps semble n'envoyer dans le pédoncule qu'un court entonnoir. Götte considère cet entonnoir comme le rudiment de la *vésicule centro-dorsale* ou prétendu cœur; mais nous verrons que cela n'est pas tout à fait exact.

La troisième poche formée aux dépens du sac digestif primitif s'étend d'abord sur toute la surface ventrale de ce dernier et repose dans une courbure que présente celui-ci entre son extrémité postérieure et son extrémité orale; il constitue le rudiment de l'appareil aquifère, qui demeure plus longtemps que les poches péritonéales en communication avec le sac digestif. La poche aquifère est enveloppée de toutes parts par le feuillet viscéral de la poche péritonéale gauche, dont les parois, comme celles de la poche péritonéale droite, s'épaississent au point de réduire à une simple fente la cavité générale. Cependant, la partie œsophagienne du sac digestif s'étant unie à la fossette exodermique par un cordon cellulaire plein, qu'on nomme la *plaque orale,* le rudiment de l'appareil aquifère s'accroît en contournant cette plaque de manière à former un anneau continu. Cet anneau touche la paroi du corps par son bord externe, la plaque orale par son bord interne; il divise donc en deux étages complètement séparés la cavité *péritonéale gauche* ou *cavité orale.* De ces deux étages, l'inférieur seul contribuera à former la cavité du corps; l'étage supérieur forme simplement un *espace oral* destiné à s'ouvrir largement à l'extérieur, pour laisser apparaître les tentacules circumbuccaux qu'il contient d'abord, et donner aux corps ambiants libre accès dans la bouche, qui jusque-là ne s'est ouverte que dans cet espace.

Bien avant que ce phénomène se soit produit, la jeune larve se fixe,

et alors il se fait un changement considérable dans l'orientation des parties les plus importantes de son corps. La larve libre pouvait être à peu de chose près considérée comme un être à symétrie bilatérale. Elle présentait une extrémité antérieure indiquée par la fossette exodermique et la plaque orale, une extrémité postérieure présentant l'enfoncement considéré par Wyville Thomson comme l'anus, une face ventrale caractérisée par l'excavation indiquant la place où se trouvait la bouche primitive, un côté droit et un côté gauche. La fossette et la plaque orales, les rudiments de l'appareil aquifère et la portion orale de la cavité générale sont situés sur cette face ventrale, qui regarde le côté concave du sac digestif, tandis que le côté convexe de ce sac et presque toute la partie de la cavité générale tapissée par la poche péritonéale droite occupent la face dorsale.

Tous les organes sont d'ailleurs rassemblés dans la moitié antérieure du corps, la moitié postérieure ne contenant qu'un prolongement de la poche péritonéale droite et du tissu mésodermique. Aussitôt après la fixation, toutes les parties se modifient. La moitié postérieure de la larve s'effile et devient le pédoncule du futur *phytocrinoïde*, la moitié antérieure se renfle en un bouton presque sphérique ; en même temps, la fossette et la plaque orales, le rudiment de l'appareil aquifère et la portion orale de la cavité générale quittent leur position ventrale pour se placer nettement au pôle *supérieur* de la larve ; l'anneau aquifère et la cloison mésentérique, qui sépare les deux cavités générales, se trouvent ainsi parallèles à un plan perpendiculaire à l'axe du pédoncule ; le sac digestif et la partie de la cavité générale tapissés par la poche péritonéale droite forment maintenant la partie inférieure du bouton terminal, qui n'est autre chose que le calice du futur phytocrinoïde. La larve a ainsi passé de la symétrie bilatérale à la symétrie rayonnée.

Götte confirme d'une manière générale les résultats obtenus par Wyville Thomson et William Carpenter, quant au mode de formation du squelette ; toutefois, il ne pense pas que la plaque centro-dorsale se forme soit par la fusion de plusieurs articles du pédoncule, comme le croyait Wyville Thomson, soit par l'agrandissement de son article terminal, comme l'ad-

mettaient Johannes Müller et William Carpenter. Elle naît au-dessous des basales, par des trabécules calcaires qui enveloppent les premiers segments du pédoncule encore rudimentaires et pressés les uns contre les autres. Le nombre des segments ainsi enveloppés est de trois ou quatre; mais à mesure que des segments nouveaux se forment à la base du calice, les segments formés avant eux sortent de la zone enveloppée, témoignant ainsi de l'indépendance du pédoncule et de la plaque centro-dorsale, qui paraît être plutôt une dépendance des basales.

Après avoir constitué un anneau complet entourant la plaque orale et adhérent extérieurement aux parois du corps, la poche aquifère se lobe tout le long de son bord supérieur; ces lobes sont la première indication des tentacules; entre eux et les parois du corps, apparaît un espace qui grandit en même temps que la plaque orale se détache de la fossette correspondante. Les tentacules font alors saillie dans une cavité hémisphérique dont ils contribuent à former le plancher, la *cavité préorale,* dont les parois latérales sont soutenues par les cinq pièces calcaires orales; c'est dans l'espace circonscrit par leur base que s'ouvrira bientôt la bouche au centre de la plaque orale, dont les cellules constitutives, formant le bord buccal, se continuent d'une part avec l'épithélium intestinal, d'autre part avec le feuillet péritonéal, qui tapisse tout le reste de la cavité préorale et revêt même les tentacules.

Jusqu'ici, la cavité préorale fait partie de la cavité générale du corps, mais bientôt elle s'ouvre, les tentacules deviennent libres et il se trouve — résultat étonnant, mais qu'après discussion Götte considère comme certain — que l'épithélium d'origine entodermique qui revêt la surface interne des lobes oraux et celui qui recouvre les tentacules eux-mêmes fonctionnent désormais comme un épiderme.

Les tentacules buccaux forment d'abord cinq groupes de trois tentacules, auxquels viennent s'ajouter, pour chaque groupe, deux tentacules pleins qui n'ont pas été vus par Wyville Thomson et que Götte compare aux piquants des autres Échinodermes. Götte a vu, comme moi, les papilles des

tentacules creux terminées par un certain nombre de soies fines, et considère aussi ces papilles comme des organes du tact.

Le rectum se forme assez tard, mais avant l'ouverture du calice, comme un diverticule du sac digestif, né du côté ventral et qui se dirige vers la paroi du corps; il aboutit au voisinage de la région occupée par les vestiges subsistants de la bouche primitive, qui semble ainsi contribuer à la formation de l'anus.

Là s'arrêtent les observations personnelles de Götte. Le progrès qu'elles réalisent sur les observations de Wyville Thomson et sur celles de Metschnikoff est tel, qu'on peut dire que l'embryogénie scientifique des Comatules date de ces recherches.

Ce ne sont plus de vaines, stériles et mystérieuses modifications de la forme extérieure que décrit Götte; pour la première fois, le mode de formation des organes est suivi depuis la période de segmentation; le plan du développement des Comatules est sensiblement ramené au plan du développement des autres Échinodermes.

Les diverses parties de la cavité générale, les cloisons qui les séparent, prennent une signification nouvelle; et on ne saurait nier davantage l'existence de l'anneau ambulacraire péribuccal et son indépendance de la cavité générale. On ne peut plus admettre avec W. Carpenter que cet anneau, qui s'est formé en même temps que les deux moitiés de la cavité générale et qui en a toujours été nettement séparé, communique largement avec elles, et qu'il ne soit totalement comparable au système ambulacraire des autres Échinodermes. Ludwig et Herbert Carpenter seront donc obligés de suivre Götte dans la voie nouvelle qu'il ouvre. Le mémoire de Götte laisse cependant beaucoup de questions indécises. Comment se forment l'organe cloisonné, l'organe vasculo-glandulaire de la columelle, les tubes hydrophores, les entonnoirs vibratiles du tégument ventral, les vaisseaux, l'appareil génital ? Tout cela est à rechercher, et Götte n'ajoute rien ni à la détermination des connexions de l'appareil vasculaire, ni à la détermination du système nerveux.

Recherches anatomiques de Ludwig (1876-1877). — Ludwig, à la suite de recherches anatomiques importantes (1), présente en quelque sorte un système éclectique. Nous laisserons de côté sa publication préliminaire de 1876, qui n'est qu'une prise de date, pour analyser son mémoire de 1877, pour la rédaction duquel il a pu profiter des découvertes de Götte et dans lequel il a discuté et comparé avec les siens les résultats que nous avons exposés jusqu'ici.

D'une manière générale, la description que donne Ludwig de la structure des bras se rapproche davantage de celle de Greeff et de Teuscher que de celle de William Carpenter. En allant de la face ventrale à la face dorsale une coupe des bras montre, en effet, suivant lui :

1° L'épithélium de la gouttière ambulacraire ;

2° Une bandelette nerveuse distincte de cet épithélium et que Greeff et Teuscher auraient plus ou moins confondue avec lui ;

3° Un vaisseau nervien contenant cette bandelette ;

4° Le canal ambulacraire ;

5° Les prolongements de la cavité générale dans les bras que Ludwig nomme *canaux ventraux* et *canal dorsal* au lieu de les appeler *canaux sous-tentaculaires* et *canal cœliaque* comme Carpenter ;

6° Entre les canaux ventraux et le canal dorsal, une autre cavité, le *canal génital*, contenant le *rachis* ou mieux le *tube génital ;*

7° Le squelette des bras et son cordon axial, considéré non comme un nerf, mais comme un cordon de tissu conjonctif.

Toutes ces parties sont décrites avec beaucoup de détails histologiques auxquels Ludwig fait souvent appel pour justifier ses opinions. Il décrit autrement que Teuscher le revêtement épithélial de la gouttière ambulacraire. Des deux couches qui forment, d'après la description de Teuscher, le

(1) Les recherches de Ludwig ont porté sur les espèces suivantes : *Antedon rosacea*, Linck ; *A. Eschrichtii*, J. Müller ; deux espèces indéterminées d'*Antedon* de la baie du Bengale ; *Actinometra Bennettii*, J. Müller ; *A. trachigaster*, Lutken ; *Pentacrinus Caput-Medusæ*. Plus tard, il a aussi étudié le *Rhizocrinus lofotensis*, Sars.

revêtement de la gouttière ambulacraire, la couche externe seule devrait être considérée comme épithéliale ; l'autre constituerait le *nerf radial*.

La couche épithéliale se composerait simplement de longues cellules, munies de noyaux fusiformes et s'attachant à la cuticule, qui ne posséderait pas de matrice spéciale comme le veut Teuscher ; les fibres qui, venant de la couche inférieure, ou nerveuse, traversent la couche épithéliale, ne seraient que les cellules épithéliales elles-mêmes, et les cellules ovales parsemées entre elles, que les noyaux.

La couche inférieure du revêtement de la gouttière ambulacraire ou *couche claire* de Teuscher est formée, suivant Ludwig, de fibres longitudinales très fines qui parcourent toute la longueur des bras et des pinnules.

Cette couche aurait $0^{mm},03$ d'épaisseur et $0^{mm},18$ de largeur. De petites cellules sont disséminées parmi ces fibres. D'espace en espace de minces trabécules verticaux de tissu conjonctif traversent le nerf, qui semble ainsi décomposé en faisceaux placés côte à côte ; ces trabécules se réunissent chez l'*Antedon Eschrichtii*, à la surface du nerf, en une membrane qui lui forme un revêtement continu, mais dont l'existence demeure douteuse chez l'*Antedon rosacea*, où Teuscher décrit au contraire les éléments de la couche claire comme se continuant par des prolongements ramifiés avec les cellules épithéliales. La nature nerveuse de cette couche est uniquement déduite par Ludwig de sa structure fibreuse et de son isolement du tissu conjonctif, qui ne ferait que l'envelopper au lieu de se continuer avec elle.

Comme Greeff et Teuscher, Ludwig décrit un vaisseau nervien ; mais il figure de plus dans ce vaisseau des trabécules verticaux, des coagulums et, ce qui semble devoir confirmer définitivement son existence, un épithélium dont il a pu mesurer les éléments. Les vaisseaux nerviens aboutissent aussi pour lui à un anneau vasculaire buccal.

Ludwig décrit la disposition générale du vaisseau ambulacraire situé au-dessus de cet anneau nervien et ses rapports avec les tentacules comme je l'ai fait dans mon mémoire de 1873 ; il détermine justement la bandelette musculaire que j'ai décrite à la surface ventrale du canal ambulacraire et qui a été si différemment interprétée par Semper, Greeff et Teuscher

comme une dépendance de ce canal en rapport avec les fibres longitudinales de la face ventrale des tentacules ; la face dorsale de ces organes et de leur pédoncule commun présente aussi des fibres longitudinales, mais de telles fibres manquent, suivant Ludwig, sur la face dorsale des vaisseaux ambulacraires.

D'après leur identité d'aspect et de dimensions avec les fibres longitudinales, Ludwig considère comme musculaires les fibres verticales que j'ai figurées dans la lumière des vaisseaux ambulacraires. Il attribue à une illusion produite par l'observation de ces fibres au microscope le dessin que j'ai donné du canal tentaculaire et l'apparence qui m'a fait conclure à l'existence d'une double paroi autour de ce canal. Bien que mes observations n'aient été faites que par transparence et que j'aie eu le tort d'être encore, en 1870, trop confiant dans les anciennes méthodes, c'est m'attribuer — qu'on me permette de le dire — une inexpérience qui dépassait notablement même à cette époque mon équation personnelle.

Ce que j'ai figuré est parfaitement exact ; l'observation par transparence en permettait diverses interprétations, mais je montrerai plus loin que l'interprétation réelle, telle qu'elle résulte de l'examen des coupes, n'est pas si différente de celle à laquelle je me suis arrêté, qu'il soit nécessaire de faire intervenir des *erreurs d'observation* ou des *illusions d'optique* pour les concilier. Ces illusions peuvent cependant se produire, tout le monde le sait, dans certains cas ; c'est ainsi que Ludwig tombe d'accord avec Vyville Thomson que les papilles portées par les tentacules sont creuses, tandis que j'ai décrit dans l'axe de ces papilles une fibre brillante, toute semblable d'aspect avec les fibres musculaires des tentacules et qui vient courir au milieu d'elles. Suivant Ludwig, cette cavité se renflerait même en une sorte de petite ampoule à la base de chaque papille, mais ne communiquerait pas, comme le croyait Thomson, avec la cavité même des tentacules. On observe, en effet, quelquefois des apparences de ce genre, et je retrouve dans mes croquis certaines figures qui sont presque identiques à celles de Ludwig ; mais se sont là de simples produits de préparation ou d'altération, et comme on peut faire sortir le filament hors de sa papille,

qu'il s'y trouve parfois diversement replié, qu'on peut aussi le colorer par l'éosine, il ne saurait y avoir le moindre doute sur son existence. J'ai eu occasion de le montrer à divers anatomistes, parmi lesquels, en 1877, à Roscoff, M. Lucien Joliet lui-même, qui l'a sans doute oublié ; du reste, l'exactitude de mon observation a été, je l'ai dit plus haut, confirmée depuis par Möbius, Jickeli et Carl Vogt. Or, la structure des papilles n'est pas sans importance, car là où Möbius et Götte voient, comme je l'indiquais en 1873, un organe de tact, Ludwig se demande s'il ne faudrait pas voir une sorte d'organe d'excrétion.

Ludwig décrit à peu près comme Carpenter le canal sous-tentaculaire et les trabécules verticaux qui forment dans son intérieur une cloison longitudinale incomplète ; mais il signale l'épithélium qui recouvre ses parois. Dans le *canal cœliaque* ou *canal dorsal*, dont l'épithélium est pourvu de cils vibratiles, il signale des culs-de-sac ou corbeilles vibratiles reposant directement sur le squelette calcaire et dont le fond est formé de grandes cellules pyramidales non ciliées, tandis que les cellules pariétales sont cylindriques et mono-ciliées. Ces singuliers organes contribuent évidemment à entretenir à l'intérieur du canal dorsal un perpétuel mouvement de liquide ; mais leur rôle physiologique ne semble pas devoir se borner là, et Ludwig, sans se prononcer davantage sur leur rôle physiologique, les assimile, au point de vue morphologique, aux organes vibratiles de la cavité générale du corps des Synaptes.

Le canal génital creusé dans la cloison qui sépare le double canal ventral du canal dorsal est pour Ludwig un troisième prolongement dans les bras de la cavité générale ; ce canal communique par d'irrégulières perforations soit avec le canal ventral, soit avec le canal dorsal, et Ludwig insiste sur ce que ces communications ont de naturel si l'on considère ces trois canaux comme les dépendances d'une seule et même formation, la *cavité générale*. Il s'élève contre l'idée de Teuscher, qui fait du *canal dorsal* et du double *canal ventral* de véritables *vaisseaux sanguins*, tandis que le *canal génital* serait une simple lacune pratiquée dans le tissu conjonctif et en communication avec eux. Ce canal génital contient lui-même un vaisseau

sanguin à l'intérieur duquel se trouve enfin le *tube génital* relié par des cellules conjonctives étoilées aux parois du vaisseau. Ce vaisseau n'aurait d'épithélium, suivant Ludwig, que sur sa paroi externe.

Sous l'épithélium se trouvent des fibres musculaires longitudinales et transversales, puis un espace rempli de sang traversé par des cellules ramifiées qui viennent s'attacher à une membrane conjonctive formant un tube revêtu intérieurement d'un épithélium dont les cellules se transforment, en partie, en éléments génitaux.

Un simple renflement du rachis génital, résultant de la formation des œufs et des spermatozoïdes, distingue la partie de l'appareil génital contenue dans les pinnules de celle qui demeure généralement stérile dans les bras. Les œufs résultent simplement du développement énorme que prennent certaines cellules de la partie profonde du revêtement épithélial du tube génital.

C'est aussi ce revêtement qui fournit les spermatozoïdes ; mais auparavant il se plisse irrégulièrement, de manière à produire dans la cavité génitale des bandelettes saillantes dont les cellules terminales se transforment en spermatozoïdes qui se détachent et remplissent peu à peu la cavité du testicule.

Comme Teuscher, Ludwig a aperçu des orifices mâles nettement délimités pour les testicules ; il pense avoir aperçu plusieurs gros orifices pour chaque ovaire sans être arrivé cependant à se convaincre que ces orifices ne sont pas de simples déchirures de la paroi de la pinnule.

Quand on arrive vers l'extrémité des bras, le canal génital disparaît le premier, suivant Ludwig ; les deux canaux ventral et dorsal se confondraient ensuite, comme le supposait W. Carpenter, en un seul, au-dessus duquel serait placé le canal aquifère. C'est là une interprétation que nous aurons plus tard à discuter. La disparition du canal génital, ou plutôt sa terminaison avant le sommet des bras, n'a rien qui puisse étonner, comme nous le montre son mode de développement. Mais le canal aquifère ne se prolonge pas lui non plus jusqu'à l'extrémité des bras, et ce que Ludwig prend dans cette région pour le canal aquifère n'est autre chose que le prolongement

du canal ventral, toujours séparé par une cloison du canal dorsal, qui se termine avant lui, mais en demeure toujours distinct, de sorte que les quatre canaux superposés qui contiennent les bras : *canal aquifère, tentaculaire* ou *ambulacraire, canal ventral* ou *sous-tentaculaire, canal génital* et *canal dorsal* ou *cœliaque,* ne se confondent jamais absolument et se terminent respectivement en doigt de gant.

Nous arrivons maintenant à l'anatomie du disque ou plus exactement à la description des organes supportés par le calice. Toutes les parties des bras passent graduellement à des parties correspondantes du disque, qu'il convient d'abord de faire connaître. Les gouttières ambulacraires des dix bras se réunissent deux à deux pour former sur le disque cinq gouttières ambulacraires bordées de tentacules et dont l'épithélium se continue insensiblement avec celui du bourrelet circumbuccal qu'on peut désigner sous le nom de *lèvre.* Les cinq nerfs radiaux s'unissent à un anneau nerveux périœsophagien; de même les vaisseaux nerviens et les vaisseaux aquifères aboutissent respectivement à un anneau vasculaire et à un anneau aquifère accompagnant l'anneau nerveux. L'anneau vasculaire porte des appendices en forme de sacs bosselés, simples ou ramifiées, dont les plus courts sont évidemment clos, suivant Ludwig, tandis que les plus longs pourraient bien être en rapport avec l'organe dorsal, sans qu'il ait été possible de mettre ces rapports en évidence. Ces appendices du vaisseau nervien ne sont autre chose que des dépendances du plexus vasculaire périœsophagien décrit déjà par Greeff et Teuscher, et regardé par eux comme en connexion avec l'organe dorsal, plexus auquel Ludwig ne paraît pas avoir accordé d'attention.

L'anneau aquifère porte également des appendices, les tubes déjà décrits par W. Carpenter, Greeff et Teuscher, tubes qui, suivant Ludwig, ne seraient pas clos, mais s'ouvriraient dans les lacunes de la cavité générale et seraient chargés d'y puiser le liquide qui doit remplir le système aquifère. C'est là une affirmation nouvelle, tous les autres anatomistes les ayant considérés comme fermés ou étant demeurés dans l'incertitude sur leur mode de terminaison. Le liquide que puisent ces tubes dans la cavité

générale est, en grande partie, de l'eau qu'y conduiraient les entonnoirs vibratiles perforant les téguments ventraux dont nous avons déjà si souvent parlé (*Kelchporen*, de Ludwig). Ludwig n'a jamais trouvé ces orifices que sur les parties des téguments comprises entre les cinq canaux ambulacraires (*champs interpalmaires*) ou entre les branches des canaux ambulacraires qui se rendent aux bras (*champs interbrachiaux*), ainsi que sur le premier article des bras. Ils manqueraient totalement sur la partie dorsale des téguments comprise entre les radiales ; cela n'est pas absolument exact. Sur une Comatule adulte, Ludwig évalue à 1,500 le nombre de ces orifices. Il figure comme assez large, court et traversant presque perpendiculairement la paroi du corps, pour s'ouvrir, dans la cavité générale, les canaux dépourvus de cils qui font suite à ces appendices. A cet égard, il demeure, comme il me l'a reproché à moi-même, très au-dessous de Grimm, qui fait suivre, comme cela est en réalité, les entonnoirs vibratiles de longs canaux courant longtemps presque parallèlement à la surface des téguments, et qui ne représente pas d'orifices de ces canaux dans la cavité générale, où on ne les voit effectivement jamais s'ouvrir dans de bonnes préparations. Nous savons cependant que ces connexions des entonnoirs vibratiles avec la cavité générale étaient admises peut-être par J. Müller, sûrement par W. B. Carpenter et Greeff, avec qui Ludwig est ainsi d'accord ; il se croit également d'accord avec Teuscher, mais il lui faut, pour cela, admettre (1) que Teuscher a pris exclusivement pour des vaisseaux les lacunes de la cavité générale, ce qui est une hypothèse d'autant plus hardie que Teuscher pris, à la lettre, est plus que lui dans le vrai. Il peut paraître étonnant que Ludwig, ayant eu sous les yeux les figures de Grimm, n'ait pas été frappé de la différence qu'il y avait entre ces figures et celles qu'il a publiées (2) comme représentant la disposition normale des entonnoirs vibratiles et de leurs canaux; cela peut tenir à ce que Ludwig n'a eu à sa disposition que des animaux conservés depuis longtemps dans l'alcool ; je

(1) Zeitschrift f. w. Zoologie, tome XXVIII, page 312.
(2) *Ibid.*, pl. XVI, fig. 29 et 42.

retrouve, en effet, des apparences analogues à celles qu'il représente chez des spécimens que j'ai recueillis à Roscoff en 1870, 1872 et 1877, et qui sont demeurés, depuis cette époque, sur ma table de travail, dans les bocaux mêmes où ils avaient été placés au début. Mais les tissus de ces animaux, tout en paraissant bien conservés, ont subi dans leurs rapports des modifications graduelles, et il est à remarquer que dans quelques échantillons la corde nerveuse s'est dissociée, ce qui expliquerait comment cette corde a pu être prise pour un canal par Johannes Müller.

La cavité générale peut être considérée comme divisée en trois parties emboîtées les unes dans les autres : 1° une *cavité axiale* complètement vide; 2° une cavité contenant tous les viscères, la *cavité interviscérale*, comprise entre les parois de la cavité axiale et un sac continu enveloppant les viscères, le *sac viscéral*, qui court à égale distance du sac digestif et des téguments; 3° une *cavité périviscérale* comprise entre le sac viscéral et les téguments. La cavité périviscérale et la cavité interviscérale sont traversées par d'innombrables trabécules de tissu conjonctif; ces trabécules manquent complètement dans la cavité axiale. Cette dernière n'est en communication que par sa partie inférieure avec les deux autres; elle se divise, en sa partie supérieure, en cinq cavités rayonnantes dont chacune se continue avec l'un des canaux ventraux ou canaux sous-tentaculaires des bras. Outre leur communication commune à la partie inférieure du corps avec la cavité axiale, les cavités interviscérale et périviscérale communiquent encore entre elles tout autour de la région buccale. L'atrium, dans lequel aboutissent ces trois cavités, à la partie inférieure du corps, se prolonge latéralement au niveau des premières radiales du calice en cinq poches radiales et cinq poches interradiales; c'est là que viennent également aboutir les cinq canaux dorsaux ou canaux cœliaques des bras. Ludwig affirme que Teuscher n'appelle cavité générale que la cavité circumviscérale. Les lacunes de la cavité interviscérale seraient ce que Teuscher nomme les vaisseaux, et c'est ainsi que ce naturaliste aurait été conduit à considérer comme des vaisseaux les canaux ventraux et dorsaux des bras. Suivant Ludwig, les véritables vaisseaux auraient échappé

à Teuscher. Teuscher parle cependant des anastomoses des vaisseaux issus de l'organe dorsal avec les vaisseaux de la cavité générale, il parle aussi (1) des intervalles vides des anastomoses des vaisseaux latéraux (*in die Hohlraumen der Anastomosen der Seitengefasse*). Il est difficile, d'après cela, de se refuser à reconnaître qu'il a certainement vu au moins une partie de l'appareil vasculaire; d'autre part, il n'a jamais explicitement limité la cavité générale à l'intervalle qui existe entre le sac viscéral et les parois du corps, bien qu'on puisse supposer que les lacunes qu'il décrit autour de l'intestin ne soient que l'intervalle entre cet appareil et le sac viscéral.

Cet historique des opinions relatives à la cavité générale et à l'appareil vasculaire des Comatules montre exceptionnellement bien combien sont insuffisantes les descriptions lorsqu'il s'agit de dispositions anatomiques aussi compliquées, et combien est encore imparfaite la langue de l'anatomie comparée. Il est question de vaisseaux dans les travaux de Heusinger, J. Müller, W. B. Carpenter, Greeff, Teuscher, Ludwig. Pour Heusinger et J. Müller, les vaisseaux sont simplement les cavités des bras reliées à l'organe dorsal et à l'organe cloisonné; W. B. Carpenter ne pense pas autrement; mais il comprend dans le cycle circulatoire les canaux ambulacraires ainsi que la cavité générale, et en exclut l'organe dorsal et l'organe cloisonné; en d'autres termes, pour lui, l'appareil vasculaire, c'est la cavité générale elle-même; Greeff distingue nettement une cavité générale, un système de canaux ambulacraires et un appareil vasculaire sans communication entre eux; il restitue à l'appareil vasculaire l'organe dorsal et l'organe cloisonné, mais il en exclut les cavités des bras, simples dépendances de la cavité générale; Teuscher admet les mêmes distinctions, mais il se trouve qu'il annexe à l'appareil vasculaire une grande partie de la cavité générale, et les cavités des bras redeviennent pour lui de simples vaisseaux.

(1) Beiträge zur Anatomie der Echinodermen, I, Comatula mediterranea. — *Jenaïsche Zeitschrift*, Bd. X, p. 258.

Par des figures plus exactes et surtout plus précises, Ludwig prévient toute confusion nouvelle entre ce qu'on appelle les « vaisseaux » chez les Comatules et la cavité générale. A ce titre, son travail marque un progrès réel dans l'histoire anatomique des Crinoïdes.

On peut prendre, pour point de départ de la description que fait Ludwig de l'appareil circulatoire, l'organe cloisonné. Les cinq chambres de cet organe sont disposées autour d'un axe présentant un certain nombre de perforations ; elles sont ouvertes du côté dorsal et entourées par une masse fibreuse. Cette masse, à la hauteur des premières radiales, fournit cinq prolongements séparés par de larges canaux radiaux pratiqués dans la masse calcaire et qui se bifurquent en rencontrant cinq canaux plus petits intercalaires. Les bifurcations se rejoignent en dehors de ces cinq canaux et forment alors, en se juxtaposant sans se confondre d'une manière complète, cinq cordons qui remontent jusqu'à la troisième radiale ou radiale axillaire; là, ces cinq cordons se bifurquent de nouveau, et chacune de leurs moitiés s'engage dans un bras pour former le cordon axial du squelette du bras lui-même et des pinnules. Au niveau de la troisième radiale une anastomose transversale et deux anastomoses croisées en forme d'X unissent ensemble les deux moitiés du cordon, qui se bifurque. Ludwig attache une grande importance à ces dispositions, qui varient d'un genre à l'autre, laissent leur empreinte sur le squelette et peuvent fournir de bons caractères pour la détermination des Crinoïdes fossiles. Cependant, il s'efforce de démontrer, en s'appuyant sur l'anatomie comparée des Échinodermes, que ce système de *cordons fibreux* n'a aucun rapport avec le système nerveux. Ludwig considère comme démontré que le système nerveux des Astérides est contigu aux téguments de la gouttière ambulacraire ; il en conclut que c'est là et pas ailleurs qu'on doit chercher le système nerveux des Comatules; mais, c'est justement le point de départ du raisonnement qui paraît encore contestable.

Les cinq chambres de l'organe cloisonné ne sont autre chose, pour lui, que des vaisseaux dilatés dépendant de l'axe solide autour duquel elles sont disposées. Cinq des vaisseaux composant cet axe se dilatent seuls

de cette façon; ils occupent une position périphérique et envoient une branche à chaque cirre; les autres vaisseaux auxquels ils sont associés, arrivés près du fond de l'organe cloisonné, se partagent en cinq groupes correspondant respectivement aux cinq chambres de l'organe cloisonné, et forment à l'intérieur de l'organe une figure étoilée. Chacun des vaisseaux contenus dans ces groupes pénètre finalement dans l'axe d'un cirre. L'axe vasculaire qui fournit les vaisseaux des cirres se prolonge le long de l'axe du calice jusqu'au voisinage de la bouche, formant ainsi *l'organe dorsal*. Avec cet organe, qui n'est lui-même, en somme, suivant Ludwig, qu'un lacis vasculaire, se continuent, comme l'avaient déjà indiqué Greeff et Teuscher, les vaisseaux qui suivent le trajet de l'intestin en se ramifiant à l'infini et en formant un réseau complexe dans la cavité générale. Sans en être cependant certain, Ludwig a cru voir que ces vaisseaux naissent d'un vaisseau plus gros formant un anneau vasculaire dorsal (1). Un épithélium délicat tapisse la paroi interne de ces vaisseaux, et l'on observe aussi des traces de cellules sur leur paroi externe. Comme la cavité interviscérale, la cavité circumviscérale contient des vaisseaux auxquels viennent se raccorder les sinus sanguins des parois des organes génitaux. Des trabécules de tissu conjonctif unissent ces vaisseaux aux parois du réseau conjonctif de la cavité générale, dont ils traversent les mailles. Ludwig n'a pu se rendre compte d'une manière certaine de la façon dont l'organe dorsal et les vaisseaux se comportent autour de la bouche. Il croit cependant que les vaisseaux de la cavité générale, comme ceux de l'organe dorsal, s'unissent à l'anneau vasculaire péribuccal qui accompagne le collier nerveux, par l'intermédiaire des appendices en forme de sacs à parois bosselées portés par cet anneau. C'est également dans cette région que naîtrait l'appareil génital dont les rapports avec l'organe dorsal ont été vus par W. B. Carpenter chez les larves phytocri-

(1) Ludwig dit à ce sujet : Erschien mir mitunter, als wenn die Blutgfässe der interviscerale Leibeshöle von einem stärkeren, einen dorsalen Gefässring darstellende Gefässe herkämen, aber eingehende Untersuchung machte mich doch immer wieder schwankend an dieser Ansicht. (*Zeitschrift, f. w. Zool., t. XXVIII*, p. 324.)

noïdes. Ludwig ne précise pas davantage comment il comprend les rapports de l'appareil génital avec l'organe dorsal, qui demeure essentiellement, pour lui, une dépendance de l'appareil vasculaire. Dans mes communications préliminaires à l'Académie des sciences, j'ai incidemment rappelé que cet organe dorsal avait été considéré comme un cœur par certains auteurs; cette assertion a été vivement relevée, dans une lettre particulière, par Herbert Carpenter ; il n'est donc pas inutile de citer à ce sujet les propres paroles de Ludwig, dont l'opinion a été depuis précisée et répandue dans l'enseignement par Claus. Après avoir indiqué les rapports que nous venons de décrire entre l'organe dorsal, les vaisseaux et l'appareil génital, l'habile anatomiste de Göttingen ajoute : « Si ces vues sont réellement conformes aux faits, nous avons devant nous un appareil dont les cavités communiquent les unes avec les autres et que nous devons considérer dans son ensemble comme le système des vaisseaux sanguins des Crinoïdes. *L'organe central de ce système est évidemment cette partie que nous avons désignée jusqu'ici sous le nom d'organe dorsal. Il serait intéressant de constater, sur l'animal vivant, si cet organe se contracte et s'il est par conséquent en état d'entretenir un mouvement dans le liquide, qui remplit la totalité du système des vaisseaux sanguins.* De cet organe central partent les vaisseaux qui accompagnent l'intestin, puis courent au-dessous des vaisseaux ventraux du disque, des bras et des pinnules. L'organe central s'unit ensuite à l'anneau vasculaire oral duquel partent les vaisseaux nerviens radiaux. Enfin, ce même organe, sous la forme d'un faisceau vasculaire, se continue dans la pièce centro-dorsale, où cinq de ses vaisseaux périphériques se renflent pour former cinq chambres d'où naissent cinq vaisseaux destinés aux cirres ; les vaisseaux sous-jacents se rendent également à des cirres (1). » La

(1) Voici, pour plus de sûreté, le texte allemand

Sind diese Ansichten wirklich der Thatsachen conform, dann haben wir hier einen Organcomplex vor uns, dessen Hohlräume sämmtlich miteinander communiciren und den wir in seiner Gessammtheit als das Blutgefässystem der Crinoïden bezeichnen dürfen. *Als central organ desselben ist offenbar derjenige Abschnitt zu bezeichnen, der wir bisher immer als dorsales Organ unterschieden. Von Interesse wäre es, am lebenden Thiere zu constatiren, ob diese Centralorgan sich contrahirt und sonach in Stande ist, in der Flüssigkeit des ganzen Blutgfässsystem eine Bewegung zu unterhalten.* Von den central gehen Blutgefässe ab, welche den Darm umspinnen, ferner solche welche unter der Ventralcanälen der Scheibe und weiterhin der Arme und Pinnulæ verlaufen etc.

pensée de Ludwig ne saurait être plus claire, et sa tendance à considérer l'organe dorsal comme un cœur ne pourrait être contestée, alors même qu'il n'ajouterait pas en note : « La dénomination de *cœur* serait admissible seulement pour cet organe, elle ne saurait être appliquée aux cinq chambres de la plaque centro-dorsale (1), » et qu'il n'assimilerait pas plus tard cet organe à ce qu'on appelle le cœur chez les Étoiles de mer.

En résumé, les idées de Ludwig relativement à l'organisation des Crinoïdes peuvent s'exprimer ainsi :

Les Crinoïdes possèdent :

1° Une *cavité générale* divisée en trois compartiments concentriques dans laquelle l'eau de mer est introduite par plus d'un millier d'*entonnoirs vibratiles* traversant les téguments ;

2° Un *appareil digestif* à deux ouvertures, contourné en spirale ;

3° Un *appareil aquifère* composé d'un anneau buccal de cinq vaisseaux, qui se ramifient avec les bras et de tubes naissant de l'anneau buccal, qui s'ouvrent dans la cavité générale et conduisent l'eau dans l'appareil ;

4° Un *appareil vasculaire* complètement clos, tout à fait distinct de l'appareil aquifère et de la cavité générale, construit sur un type analogue à celui des animaux supérieurs, possédant, en conséquence, une sorte de *cœur*, l'*organe dorsal* et des vaisseaux ;

5° Un *appareil génital* qui paraît prendre naissance dans le disque aux environs de la région buccale et présenter avec les vaisseaux d'étroites connexions ;

6° Un *système nerveux* exactement compris entre les téguments et l'appareil aquifère, qu'il accompagne partout.

Ces données ne sont pas extrêmement différentes de celles de Teus-

(1) Für dies Gebilde allein ware die Bezeichnunf Herz zulassig, nicht aber für die füng Kammern in Centrodorsale (Zeitschrift f. w. Zoolog., B. XXVIII, p. 328).

cher et de celles de Greeff, dont Ludwig diffère surtout par la précision qu'il s'efforce d'apporter dans ses descriptions et qui le conduit trop souvent à substituer de simples schémes à la réalité. Il s'éloigne, au contraire, sur presque tous les points de W. B. Carpenter, pour qui l'appareil aquifère n'est qu'une dépendance de la cavité générale, pour qui l'appareil circulatoire n'est autre que la cavité générale elle-même, pour qui l'organe dorsal est non pas une dépendance de l'appareil circulatoire, mais une partie de l'appareil génital, pour qui, enfin, le système nerveux est placé dans l'axe du squelette des bras et non pas sous l'épithélium de la gouttière ambulacraire.

Plus tard (1), Ludwig a ajouté à ces données quelques compléments à l'occasion de ses études sur la larve cystidéenne des Comatules. J'avais constaté qu'au moment de se détacher de son pédoncule, le jeune Comatule ne présente sur son tégument ventral que cinq entonnoirs vibratiles ; Ludwig trouve que chez la larve cystidéenne il n'en existe encore qu'un seul, situé en face d'un canal du sable ou tube hydrophore, également unique.

C'est la première indication d'une relation entre ces organes, qui, lorsqu'elle existe, est même beaucoup plus intime que ne le dit Ludwig, mais qui n'existe pas, nous le verrons, pour tous les entonnoirs vibratiles d'un même animal. Dans son mémoire sur les *Rhizocrinus* (2), Ludwig avait déjà établi plus nettement encore cette relation en montrant que dans ce type intéressant de Crinoïdes fixés il n'existe que cinq tubes hydrophores auxquels correspondent exactement cinq entonnoirs vibratiles interradiaux. Dans ce mémoire, Ludwig figure, pour la première fois (3), chaque tube hydrophore comme venant s'ouvrir au-dessous d'un entonnoir vibratile sans

(1) Hubert Ludwig, *Ueber die primären Steinkanäle der Crinoiden, nebst vergleichend anatomische Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt.* — Zeitschrift. für wissenschaftliche Zoolog., B. XXXIV, 1880 ; p. 310-332, pl. XII et XIII.

(2) Hubert Ludwig, *Zur Anatomie des Rhizocrinus lofotensis*, Sars. — Zeitschrift f. w. Zoologie, B. XXIX, p. 47-76, pl. V et VI. — Voyez fig. 63.

(3) *Ibid.*, pl. V, fig. 8.

se continuer avec lui. La figure donnée par Ludwig est d'une netteté extrême et ne semble laisser aucun doute ; il en est de même de la figure reproduite dans tous les traités généraux de zoologie ou d'embryogénie où il montre les rapports du premier entonnoir vibratile avec le premier tube hydrophore de la larve d'*Antedon rosacea*. Nous donnerons cependant plus loin de nombreuses figures, toutes dessinées à la chambre claire, de tubes hydrophores et d'entonnoirs vibratiles, qui établissent que, tout au moins chez l'*Antedon rosacea*, il y a toujours continuité absolue entre chaque tube hydrophore et l'entonnoir qui lui correspond, si bien que *ces entonnoirs ne s'ouvrent jamais directement dans la cavité générale et ne peuvent être considérés que comme les orifices extérieurs de canaux qui conduisent soit dans les canaux ambulacraires, soit dans ce que Ludwig appelle les vaisseaux.*

L'histoire du *Rhizocrinus* fournit encore à Ludwig un document important pour la morphologie de l'organe cloisonné. Il trouve, en effet, que chacune des six chambres de cet organe, la chambre centrale, comme les cinq chambres périphériques, se prolonge dans le pédoncule en un canal. Ces canaux courent parallèlement entre eux, serrés les uns contre les autres, et le canal central contient un prolongement de l'organe dorsal.

Recherches d'Herbert Carpenter (1876-1885). — Herbert Carpenter mérite une place à part parmi les naturalistes qui se sont occupés de l'histoire des Crinoïdes. Depuis 1876, c'est-à-dire depuis près de dix ans, il s'est presque exclusivement consacré à l'étude de ces animaux. On lui devra, sans doute, d'avoir établi leur nomenclature sur des bases définitives. Ayant eu à étudier les collections du *Blake* et du *Challenger*, il a pu faire connaître un grand nombre de formes nouvelles importantes pour la morphologie générale. Au point de vue de la systématique, il est devenu, sans conteste, le spécialiste le plus autorisé.

A ce qu'il raconte lui-même dans la préface de son mémoire sur les Crinoïdes du *Challenger* (1), il fut conduit à s'occuper des Comatules par

(1) Herbert Carpenter, *Report upon the Crinoïdes collected during the voyage of* H. M. S. Challenger *during the years* 1873-1876, p. 1.

le désir bien légitime de démontrer l'exactitude de quelques observations contestées de son père relativement à l'anatomie des bras de ces animaux (1). Dans le but de se mettre au courant des méthodes nouvelles d'investigation, il alla travailler à Würtzbourg, sous la direction du professeur Semper, qui venait de publier, en réponse à mon mémoire de 1873, les remarques qui ont été précédemment analysées. Comme j'étais encore seul, en 1875, à avoir repris les observations de W. B. Carpenter sur les Comatules, Herbert Carpenter entrait donc dans la carrière scientifique en fourbissant soigneusement ses armes dans l'intention préméditée d'attaquer mon premier travail sur les Crinoïdes ; dans ces conditions, il n'est pas très étonnant que je n'aie jamais réussi depuis à m'entendre complètement avec le zoologiste d'Eton, qui est d'ailleurs demeuré l'adversaire de tous les travaux publiés en France sur les Échinodermes. Ces travaux sont toujours pour lui, selon la traduction de M. Joliet (2), « les travaux de l'École française et de son principal membre, le professeur Perrier (3), » travaux auxquels sont naturellement opposés par le disciple du laboratoire de Würtzbourg les travaux de l'École allemande (4). Ce n'est évidemment pas un *parti pris*, c'est une simple *tendance* qui se révèle dans les critiques d'Herbert Carpenter ; mais comme ces critiques sont vives et sévères,

(1) *Voici ce passage, qui met en relief d'une singulière façon, chez son auteur, cet amour-propre et cette tenacité que l'on considère à bon droit comme les qualités maîtresses de la race anglaise :* « The researches of my father, Dr Carpenter, C. B., F. R. S., early lead me to take a special interest in Comatula and its allies. Some of his statements respecting the anatomy of the arms having been called in question, I was led to reinvestigate the matter towards the end of the year 1875, by methods which were almost unknown during the progress of his researches nearly fifteen years before ; and I had the pleasure of verifying all those points in his description of the arms of europæan Comatulæ which other observers had disputed. » C'est dix ans après ces premiers travaux que le savant anglais éprouve encore une visible satisfaction à en rappeler l'origine !

(2) Archives de zoologie expérimentale, 2e série, t. I. Notes et Revue.

(3) « The leading member of the French school, professor Perrier. » — Quarterly Journal of microscopical science. October 1883.

(4) « Under the latter head come the researches of the French school into the anatomical relations of the vascular System ; and it is curious that the conclusions to which Mrs. Jourdain, Kœhler, Apostolides, Perrier and Poirier have been lead differ *in toto* from those of the German school as represented by Greeff, Hoffmann, Lange, Simroth, Teuscher and especially by Ludwig. » (Quarterly Journal of microscopical science. — New Ser., p. 1, 1882.

qu'elles partent, en somme, d'un savant qui a fait tout ce qu'il faut pour avoir autorité et qu'elles ont été reproduites dans un recueil français important avec un certain empressement ; que, d'autre part, elles sont arrangées de manière à *embrouiller*, selon le mot même de leur auteur, un sujet que nous avons mis plus de dix ans à éclaircir, il était nécessaire *de déblayer le terrain* par ces explications et de débarrasser l'exposition de nos recherches des préventions que pourraient susciter contre elles les appréciations un peu hâtives de notre ardent adversaire et loyal ami.

Il n'y aurait aucun intérêt à donner place dans cet historique à la partie purement critique de l'œuvre d'Herbert Carpenter. Les critiques dont il nous a honoré seront naturellement discutées lorsque nous exposerons ou coordonnerons les observations qui les ont motivées. Nous n'en retiendrons ici que ce qui est nécessaire pour faire comprendre la succession des idées du savant anglais et leur état actuel.

Le premier mémoire d'Herbert Carpenter (1) est avant tout un résumé des travaux antérieurs, suivi de l'exposé de quelques recherches relatives à l'anatomie des bras de l'*Antedon Eschrichtii* et de l'*Actinometra armata*. Le jeune anatomiste s'y montre en tout le disciple de son père et de Ludwig, à moins que ce dernier ne soit en désaccord avec le premier. Il retrouve les trois canaux des bras, démontre que le canal tentaculaire de l'*Actinometra armata* présente sur sa paroi inférieure ou dorsale un épaississement continu, pris à tort par Semper comme équivalent à la bandelette fibreuse que j'ai décrite sur la paroi opposée de ce canal, immédiament au-dessous de l'épithélium de la gouttière ambulacraire. Sous cet épithélium, il a vu, comme Ludwig, un canal et une bandelette fibreuse qu'il représente dans ses figures comme étant le nerf de Ludwig (2). Tout en considérant cette bandelette comme équivalente au nerf radial des autres Échinodermes, il trouve cependant quelque peu inexplicable, au point de vue

(1) Herbert Carpenter, *Remarks of the Anatomy of the arms of the Crinoïds.* — Journal of Anatomy and Physiology, t. X, 1876.

(2) Journal of Anatomy and Physiology, t. X, p. 580 : « *f. b.* fibrillar band regarded as nerve by Ludwig. »

morphologique, l'existence de deux cordes nerveuses chez les Crinoïdes, et n'admet comme telle que la corde axiale du squelette. Il est utile de remarquer d'ailleurs que les figures très schématiques d'Herbert Carpenter ne permettent pas de décider si c'est bien la bandelette nerveuse de Ludwig qu'il a eue sous les yeux, et que ses descriptions n'en disent pas davantage.

Herbert Carpenter accepte que l'anneau ambulacraire péribuccal n'est qu'un simple repli des parois du corps, met en doute l'équivalence de l'appareil aquifère des Comatules avec l'appareil ambulacraire des autres Échinodermes et fait toutes ses réserves relativement à l'opinion de Ludwig, que les tubes hydrophores représentent un canal du sable et les entonnoirs vibratiles du calice une plaque madréporique. Les corbeilles vibratiles du canal dorsal et *les corps sphériques des bras* lui paraissent être des organes des sens. Nous pourrions mettre ici un de ces points d'exclamation dont Herbert Carpenter aime à émailler ses appréciations des travaux de ses émules. Comme il ne dit rien des rapports des tentacules avec le canal ambulacraire, ni de la structure histologique des parties ; que, d'autre part, il se félicite d'avoir constaté la parfaite exactitude des résultats annoncés par son illustre père, je ne sais s'il accepte les rectifications qui ont été faites sur ce sujet. Il a vu dans chaque article le cordon axial se renfler et fournir quatre gros nerfs dont il n'a pu observer les terminaisons.

Une seconde note publiée la même année dans le même recueil ne fait qu'insister sur la nature nerveuse de l'axe fibreux du squelette, dont la coexistence avec un nerf radial et un anneau nerveux buccal ne lui paraît plus présenter de difficulté. Les corps sphériques y sont désignés sans point de doute comme des « organes des sens » problématiques, et Teuscher y est blâmé de n'avoir pas fait usage, pour désigner les cavités brachiales, des dénominations assez peu justes, il faut en convenir, proposées par W. B. Carpenter, dénominations que Ludwig a adoptées dans ses notes préliminaires, mais qu'il a abandonnées dans son mémoire définitif. Il n'y a pas de raison, en effet, pour réserver le nom de canal cœliaque à la cavité dorsale

des bras. Le canal sous-tentaculaire ou cavité ventrale des bras est pour le moins autant que cette cavité dorsale un prolongement du cœlome ; nous verrons même bientôt qu'il a plus de titres à être considéré comme tel.

L'étude des *Actinometra* ramène quelque doute dans l'esprit d'Herbert Carpenter relativement à la réalité d'un système nerveux radial. Il rappelle que c'est simplement afin de retrouver chez les Comatules l'analogue de ce que l'on *suppose* être le système nerveux des Étoiles de mer que l'on a imaginé de considérer comme nerveuses des parties d'ailleurs différentes, suivant les auteurs, de la gouttière ambulacraire des Comatules ; or, Lange conteste que le tégument de la gouttière ambulacraire chez les Étoiles de mer soit vraiment nerveux. D'autre part, les pinnules orales des bras, qui sont les parties les plus sensibles de l'*Antedon rosacea,* et la moitié au moins des bras de l'*Actinometra polymorpha* sont justement dépourvues de gouttière ambulacraire et du prétendu tissu nerveux radial. Les expériences faites à Naples par le Dr Carpenter, expériences répétées depuis par Marshall, ne permettent pas de douter que les cordons axiaux du squelette ne règlent à eux seuls les mouvements des bras, qui sont aussi réguliers dans les bras dépourvus de gouttière ambulacraire de l'*Actinometra* que dans les autres. Les nerfs radiaux seraient donc exclusivement des nerfs sensitifs. Herbert Carpenter, qui paraît fort impressionné par l'unanimité des anatomistes allemands, est disposé à faire cette concession. Cependant les bras sans gouttière ambulacraire des *Actinometra* sont aussi sensibles que les autres, les pinnules orales des *Antedon* sont sensibles au point de mériter le nom d'organes du tact. Il faut donc admettre que les cordons axiaux du squelette sont aussi bien sensitifs que moteurs, et la distribution de leurs rameaux suffit à le démontrer. Que signifie dès lors le nerf radial ? Évidemment, l'auteur du mémoire sur les *Actinometra* s'est fait ces réflexions. Si l'on admet l'existence d'un système nerveux ambulacraire chez les Comatules, ce système nerveux est le système nerveux typique des bras de ces animaux ; il paraît bien étonnant qu'il puisse accidentellement disparaître, comme chez les *Actinometra ;* aussi Herbert

Carpenter termine-t-il la discussion en disant (1) : « En tout cas, lorsque ce système nerveux existe, il n'a aucune fonction motrice, *si tant est que ce soit un nerf.* »

Le reste du mémoire est consacré à l'étude des parties calcaires et de leurs moyens d'union, parties dont il sera peu question dans notre travail en raison du nombre considérable de mémoires qu'elles ont provoqués.

Nous y relèverons cependant :

1° L'assimilation évidente, depuis les travaux de Götte, de la cavité dorsale des bras à la cavité péritonéale inférieure de la larve, celle de la cavité ventrale à la cavité périœsophagienne ;

2° Une description des syzygies qui est moins heureuse et dans laquelle les gouttières rayonnantes correspondantes que portent les deux pièces constituant une syzygie sont représentées comme remplies par une substance fibreuse servant de ciment (*fibrous ciment-substance*), comme dans une synostose ordinaire. Nous avons déjà dit que la structure des syzygies était beaucoup moins simple et qu'elles ont à accomplir un acte physiologique des plus important.

Presque en même temps que le mémoire dont on vient de lire l'analyse, Herbert Carpenter en publiait un autre concernant l'anatomie des *Pentacrinus* et *Rhizocrinus* (2), où l'on trouve quelques indications intéressantes relatives à l'organe dorsal. L'axe vertical central de l'organe quinquéloculaire est, dit-il, occupé par de nombreux vaisseaux qui, du côté dorsal, se continuent avec les vaisseaux des cirres les plus anciens. Du côté ventral, les cavités des chambres de cet organe se continuent dans cinq vaisseaux qui entourent l'axe vasculaire central et, fusionnés avec lui, forment cet organe lobé, d'apparence glandulaire, que Ludwig considère comme un plexus vasculaire et Greeff comme un appareil glandulaire en connexion

(1) Herbert Carpenter, On the genus Actinometra. *Trans. of the Linnœan Society; Zool.*, 2e série, t. II, p. 37.

(2) Herbert Carpenter, On some points in the Anatomy of *Pentacrinus* and *Rhizocrinus*.—*Journal of Anatomy and Physiology*, t. XII, 1877, p. 35-53.

avec le cœur et les vaisseaux. Cet organe est bien réellement en connexion avec le réseau interviscéral des vaisseaux sanguins qui entourent le tube digestif, mais il se prolonge tout le long de l'œsophage; là il forme un nouveau plexus qui entoure cet organe, s'anastomose avec le plexus périintestinal et entre en rapport avec les cæcums dépendant du cercle vasculaire, qui, chez presque tous les Échinodermes, est situé sur la face du canal ambulacraire tournée vers l'intérieur. Enfin, l'organe dorsal se divise en cinq branches qui pénètrent dans les bras, où ils occupent une position identique à celle du rachis génital que W.-B. Carpenter croit continu avec elles; mais sur ce point Herbert Carpenter ne dit pas avoir d'observations personnelles. Ne pouvant attribuer aucune fonction rationnelle à l'organe dorsal, il incline à voir en lui, comme Teuscher, le représentant dégénéré d'un organe n'ayant eu d'importance que chez les ancêtres des Crinoïdes. « Je suis disposé à penser, dit-il, que les Crinoïdes nous représentent un état plus ancien dans la phylogénie des Échinodermes que les autres membres de ce groupe, dont beaucoup semblent avoir perdu toute trace d'une disposition correspondant à l'organe cloisonné qui, chez les Crinoïdes, est si intimement uni avec la terminaison de l'organe axial représentant chez ces animaux le « cœur » des Échinides et des Astérides (1). » A la vérité, avant de s'exprimer ainsi, Herbert Carpenter rappelle que j'ai soutenu que le prétendu cœur des Oursins n'était qu'une glande, et semble se ranger à mon opinion; mais d'autre part il rappelle aussi que Ludwig a supposé que l'organe dorsal des Crinoïdes est contractile, qu'Hoffman a décrit l'organe correspondant des Oursins comme une partie dilatée, à parois plus épaisses du canal du sable, jouant le rôle d'un véritable cœur, et que Teuscher considère ce même organe comme un cœur morphologique, sinon physiologique. On ne comprend guère après cela qu'il puisse me reprocher d'avoir dit que plusieurs anatomistes avaient pris pour un cœur l'organe dorsal que nous verrons plus loin n'être que la partie initiale de l'appareil génital; on pourrait, à s'en tenir à la

(1) Même mémoire, p. 41.

lettre de ses propositions, dire qu'il était lui-même, en 1877, parmi ces anatomistes. Herbert Carpenter a retrouvé un organe dorsal et un organe cloisonné chez les Pentacrines, comme Ludwig chez les Rhizocrines.

Du reste, les homologies entre les Crinoïdes et les autres Échinodermes sont encore loin d'être établies. En 1880, Herbert Carpenter entreprend la critique des homologies que Ludwig a cherché à établir (1) entre les organes des Comatules et ceux des autres Échinodermes. Il admet, sur la foi des observations de Ludwig relativement aux larves phytocrinoïdes, que les tubes hydrophores, qu'il croyait clos jusqu'ici, s'ouvrent dans la cavité générale; mais il conteste que l'ensemble des entonnoirs vibratiles puisse être comparé à une plaque madréporique, *le pore dorsal si précocement développé chez les autres larves d'Échinodermes, et qui sert de base au développement du système madréporique, manquant aux âges correspondants de la larve d'Antedon* (p. 322). Nous verrons que cette objection n'est pas fondée, le premier pore aquifère des larves d'Antedon se développant en réalité de très bonne heure et se trouvant, quoi qu'en dise encore aujourd'hui Herbert Carpenter, d'après Ludwig, en connexion directe, par un tube continu, avec l'anneau ambulacraire.

La position de ce pore sur une des plaques orales de la larve avait conduit Ludwig à assimiler les plaques orales des Crinoïdes aux boucliers buccaux des Ophiures, aux plaques génitales des Oursins et des Astéries qui portent la plaque madréporique; de sorte que, suivant Ludwig, le périprocte des Oursins serait assimilable au périsome des Crinoïdes et non à l'ensemble de leurs basales, comme on le dit ordinairement. Herbert Carpenter s'élève avec force contre cette détermination morphologique, qui peut être soutenue par d'autres arguments (2). Ludwig a

(1) Herbert Carpenter, Some disputed points in Echinoderms morphology. — *Quarterly Journal of microscopical science*, July 1880, p. 321-329.

(2) Elle découle notamment de la théorie des Échinodermes que j'ai exposée au Muséum dans mon Cours de 1880, publiée le 23 avril 1881 dans le journal *la Nature*, développée ensuite dans mon livre : *les Colonies animales et la formation des organismes* (G. Masson, éditeur, 1881, p. 620), et reprise dans mon mémoire sur les *Stellérides des dragages du* Blake (*Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle*, 2e série, t. VII, 1884, p. 161).

tort, suivant lui, de considérer l'ouverture externe du canal hydrophore des Échinodermes comme un point fixe pouvant servir de repère dans la recherche des parties homologues. Si cette ouverture est en rapport avec les plaques génitales des Étoiles de mer et des Oursins adultes, il n'en est pas toujours de même chez les jeunes. D'ailleurs les sacs péritonéaux droit et gauche sont des organes larvaires au moins aussi importants que l'appareil aquifère au point de vue morphologique, et le squelette dorsal de tous les Échinodermes se développe autour du sac péritonéal droit, aussi bien le périprocte des Oursins que le cycle basal des Crinoïdes. L'objection paraît, au premier abord, très forte ; mais elle repose elle-même sur une hypothèse, à savoir que les sacs péritonéaux droit et gauche ne peuvent jamais échanger leur rôle. Les sacs péritonéaux sont d'abord tout à fait semblables entre eux, ce sont des organes larvaires symétriques ; si dans la suite du développement ils se comportent d'un façon différente, il y a à cela une cause qu'il faudrait d'abord découvrir ; si cette cause implique, comme un effet nécessaire, que le sac péritonéal droit soit toujours celui autour duquel se forment les parties du squelette opposées à la bouche, toute comparaison devient impossible entre les plaques anales des Oursins et les plaques orales des Crinoïdes ; mais si l'on démontre, par exemple, que le mode de fixation de la larve lorsqu'elle perd sa liberté ou sa façon de se mouvoir, lorsqu'elle demeure errante, sont les causes déterminantes de la différence de rôle des deux sacs péritonéaux primitifs ; si, d'autre part, la bouche et l'anus ne se forment pas nécessairement à la même place par rapport aux parties déjà existantes de l'Échinoderme, toute l'argumentation d'Herbert Carpenter s'écroule d'elle-même. On abuse trop souvent en morphologie des documents embryogéniques. On prend ces documents tels quels, sans rechercher ni leur provenance, ni leur signification comme si les phénomènes embryogéniques n'étaient pas soumis à l'action de forces modificatrices qui leur ont imprimé et qui leur impriment encore toutes sortes d'adultérations ; on applique brutalement sinon le principe d'unité de plan, du moins le principe d'unité de développement, comme si au cours du développement les organes homologues non encore différenciés n'étaient

pas susceptibles de jouer les rôles les plus divers; on part en campagne avec ce qu'on a d'arguments sous la main, sans méthode, sans direction, sans avoir pris la peine de rien coordonner d'avance, sans s'être un instant préoccupé de la nature des phénomènes sur lesquels on argumente, sans avoir songé que ces phénomènes ont des causes déterminables qui peuvent, en agissant dans des conditions différentes, produire des phénomènes eux-mêmes différents. C'est ainsi que, travaillant dans un mystère qu'on se refuse à essayer de pénétrer, on emploie sans cesse dans les sciences naturelles un genre de discussion qui ressemble plus aux procédés de la scolastique qu'à la méthode rigoureuse d'examen des sciences expérimentales; on *philosophe* sur les problèmes au lieu de chercher à les résoudre. Sans vouloir prétendre ici qu'Herbert Carpenter tombe dans ce travers, nous pensons cependant qu'il n'y a lieu d'accepter ses critiques que sous bénéfice d'inventaire, jusqu'au moment où il aura été possible de coordonner d'une façon définitive tout ce que l'on sait de l'embryogénie des Échinodermes. S'il s'étonne, non sans raison, qu'après avoir assimilé les plaques génitales d'un Oursin aux plaques orales d'un Crinoïde, Ludwig n'en considère pas moins comme homologues les faces ventrales de ces deux types d'Échinodermes, s'il soulève de nombreuses difficultés au sujet de la première de ces assimilations, il ne parvient pas lui non plus à rattacher ensemble d'une manière satisfaisante l'organisation des Crinoïdes à celle des autres Échinodermes. Aussi bien n'est-ce pas ici le lieu de discuter davantage cette question, qui reviendra naturellement à la fin de ce mémoire, et que nous nous proposons de traiter avec tous les développements qu'elle comporte lorsque nous aurons à résumer nos études sur les Échinodermes recueillis par le *Travailleur* et le *Talisman*. Nous examinerons alors les vues développées par Herbert Carpenter dans ses trois notes de 1878, 1879 et 1884 (1) sur les systèmes oral et apical des Echi-

(1) Herbert Carpenter, On the oral and apical systems of the Echinoderms. — Part I, *Quarterly Journal of microscopical science*, t. XVIII, 1878; Part II, *ibid.*, t. XIX, 1879. — Herbert Carpenter and Percy Sladen, Two papers on the apical system of Echinoderms, *ibid.*, t. XXIV, 1884.

nodermes. Mais nous devons parler dès maintenant de deux autres notes, l'une de 1882, l'autre de 1883, dans lesquelles sont discutées les données que l'on possède relativement à l'appareil vasculaire des Crinoïdes. Ces notes sont beaucoup plus de simples notes critiques que de véritables travaux originaux.

Dans la première (1), le savant naturaliste anglais résume, en les opposant aux résultats annoncés par l'école allemande, les travaux de ce qu'il appelle l'école française, c'est-à-dire MM. Jourdain, Kœhler, Apostolidès, Perrier et Poirier. Il constate que tous nous refusons la qualification de *cœur* ou de *plexus central* à l'organe qui se trouve accolé au canal hydrophore des Oursins, des Étoiles de mer et des Ophiures; que tous nous considérons cet organe comme un corps glandulaire indépendant de l'appareil circulatoire. Il conclut, avec une prudence remarquable, en disant : « En présence de ces observations détaillées faites sur des matériaux frais, il est difficile d'*écarter le soupçon* (to avoid the suspicion) que ce qu'on nomme le plexus central chez les Echinozoaires puisse être, après tout, de nature glandulaire et sans connexion avec l'anneau oral, quoique, d'un autre côté, il soit *tout à fait* possible que sa connexion avec un anneau oral ait échappé aux naturalistes français. Plusieurs de leurs observations et notamment celles de Jourdain confirment les résultats de Ludwig, qui sont cependant entièrement ignorés de l'auteur français (2). »

Toutefois, Herbert Carpenter ne se rend pas d'une manière absolue, car il ajoute (page 3) :

« Suivant MM. Perrier et Poirier, *ce que l'on persiste encore à dési-*

(1) Herbert Carpenter, Notes on the Echinoderms Morphology, V. — On the homologies of the apical system with some Remarks upon the Blood-Vessels. — *Quarterly Journal of microscopical science*, t. XXII, 1883.

(2) L'auteur français, c'est sans doute M. Jourdain, à moins qu'une *S* ait été oubliée par l'imprimeur, auquel cas ce serait nous tous, et comme Herbert Carpenter ne dit pas à quel mémoire il fait allusion, il n'est pas inutile de répéter que la note où M. Jourdain a le premier mis en doute que le prétendu cœur des Étoiles de mer soit un organe de circulation date de 1867, que mon mémoire sur la circulation des Oursins a paru en 1875, et que le mémoire de Ludwig sur les Astéries est de 1878 seulement. Si le mot *ignoré* dont se sert constamment Herbert Carpenter à propos des notes publiées

gner dans nombre d'ouvrages comme le cœur des Échinodermes n'est donc, chez tous les animaux de cet embranchement, qu'un simple corps glandulaire (1). Je serais très curieux de savoir à quels résultats ont été conduits ces auteurs par leurs recherches sur le plexus central des Crinoïdes. J'ai étudié ses connexions avec les vaisseaux sanguins interviscéraux chez les *Antedon*, *Actinometra*, *Bathycrinus* et *Hyocrinus*. Ses connexions par en bas avec l'organe cloisonné; ses relations, par en haut, avec l'anneau oral des vaisseaux sanguins s'aperçoivent sans difficulté et, quoique ses parois soient glandulaires, il n'a pas de communication avec l'extérieur. Si les vues de l'École française relativement à la *glande pyriforme* des Échinozoaires sont réellement correctes, il doit y avoir plus de différence qu'on ne le supposait dans ces dernières années entre ces animaux et les Crinoïdes. »

En somme, l'auteur anglais admet encore pleinement dans ce passage l'assimilation entre le plexus central des Crinoïdes et le prétendu cœur des Échinozoaires; il ne proteste pas contre l'appellation de cœur précédemment attribuée par Ludwig à ce plexus ; il concède toutefois que ses parois sont glandulaires et considère essentiellement ce plexus comme une dépendance de l'appareil vasculaire ou plutôt comme sa partie centrale; ce n'est pas en effet le *plexus axial*, ni le *plexus vertical*, c'est le *plexus central*.

Herbert Carpenter, dans sa seconde note sur les relations du sys-

par les auteurs français dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* s'applique à des publications postérieures à celles de Ludwig, nous rappellerons ici, une fois pour toutes, qu'Herbert Carpenter paraît « ignorer » lui-même que chaque communication à l'Académie est limitée à trois pages, que ces trois pages sont bien juste ce qu'il faut pour exposer un travail, et qu'il n'est possible d'y faire ni de la critique, ni de la bibliographie. Ces communications sont de simples prises de date indiquant l'état où l'on a mené une question à un moment donné, et ne dispensent pas de la publication d'un mémoire *in extenso* pour lequel on réserve les détails, l'historique et les discussions.

(1) Le passage imprimé en italiques est dans le texte anglais une citation en français de la note que nous avons publiée, M. Poirier et moi, dans le tome XCIV des *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, sur l'appareil circulatoire des Étoiles de mer (p. 658-660).

tème vasculaire des Échinodermes (1), se propose surtout de démontrer qu'il y a indépendance complète entre le système des vaisseaux ambulacraires exclusivement *aquifères* et le système des vaisseaux interviscéraux exclusivement *sanguins*. A la vérité, ayant injecté les vaisseaux œsophagiens de l'*Echinus sphæra* par l'intermédiaire du canal hydrophore, j'ai affirmé, en 1874, que l'appareil aquifère et l'appareil vasculaire étaient en continuité l'un avec l'autre, comme le pensaient Monro, Tiedemann, Valentin, Louis Agassiz, Hoffmann et Alexandre Agassiz; en 1883, M. Kœhler, reprenant l'étude de ces appareils d'abord chez les Spatangues, puis chez les Oursins réguliers, retrouve cette communication; mais, suivant lui, le canal du sable, l'anneau vasculaire œsophagien et les canaux ambulacraires sont doubles, chaque canal étant longé par un second canal, qui lui est intimement accolé. En arrivant à la lanterne d'Aristote, les doubles canaux ambulacraires deviennent simples et se jettent respectivement dans l'anneau œsophagien inférieur, d'où part le canal hydrophore proprement dit. Cet anneau œsophagien communique par l'intermédiaire des vésicules de Poli avec l'autre anneau œsophagien qui lui est immédiatement superposé, et donne naissance : 1° au vaisseau collatéral du tube hydrophore qui se ramifie dans le prétendu cœur; 2° au vaisseau intestinal interne dont les ramifications donnent naissance au vaisseau intestinal externe. A part ce dédoublement inattendu des canaux ambulacraires, du canal hydrophore et de l'anneau œsophagien dont les deux parties demeurent d'ailleurs intimement accolées, la description de M. Kœhler reste semblable à la mienne. Pour lui, comme pour moi, l'appareil aquifère et l'appareil vasculaire ne font qu'un; le plexus central, le prétendu cœur des auteurs n'est qu'une glande.

Cependant, « comme il a une foi considérable dans l'exactitude des observations de Ludwig (2), » Herbert Carpenter ne prend de nos observa-

(1) Herbert Carpenter, Notes on the Echinoderms morphology, VI. On the anatomical relations of the vascular System. — *Quarterly Journal of microscopical science*, 1883, p. 3.

(2) *Loc. cit.*, p. 4.

tions que ce qu'elles peuvent avoir de conforme avec celles de l'observateur allemand, et rejette le reste parmi les choses à contrôler, « jusqu'au moment où Ludwig lui-même aura éclairé tous les points qui restent douteux (1). » Il s'efforce, en conséquence, de démontrer que ce que tous les auteurs français appellent une glande n'est pas construit de telle façon qu'on ne puisse lui accorder, au bout du compte, la dénomination de *plexus central* (2). Ludwig aurait alors presque raison. Malheureusement, Herbert Carpenter oublie que Ludwig a voulu faire de ce plexus central un cœur, que lui-même l'a considéré, sinon comme un cœur physiologique, tout au moins comme un cœur dégénéré, et, en tout cas, comme une partie importante de l'appareil circulatoire. Aussi lorsqu'il finit par concéder « que le *plexus central* serait mieux nommé *glande plexiforme*, que cet organe n'est bien certainement pas un cœur et qu'il a très probablement quelque rôle à jouer dans la production du pigment brun si familier à tous ceux qui ont étudié les Échinodermes (3) », avons-nous le droit de dire que c'est lui qui vient à nous et non pas nous qui allons à Ludwig. Quoi qu'il en soit, la question de l'existence d'un cœur chez les Échinodermes peut être considérée désormais comme résolue : ce qu'on appelait un cœur chez ces animaux est une glande, et personne ne contestera, je pense, que ce résultat soit dû avant tout aux efforts de « l'École française ».

Reste la question de l'appareil circulatoire. Le système des vaisseaux sanguins et le système des vaisseaux aquifères sont-ils distincts ou communiquent-ils entre eux? L'un et l'autre communiquent-ils directement avec l'extérieur? En présence de nos affirmations et de celles de M. Kœhler en ce qui concerne les Échinozoaires, Herbert Carpenter ne va pas jusqu'à la négation, il se contente de dire : « La communication directe avec l'extérieur du système des vaisseaux sanguins aussi bien que du système des vaisseaux aquifères, si elle était mise hors de doute, serait un fait mor-

(1) *Loc. cit.*, p. 15.
(2) *Loc. cit.*, p. 9.
(3) *Loc. cit.*, p. 9.

phologique ayant tant soit peu d'importance; et avant d'accepter les conclusions apparemment bien fondées de Kœhler et de Perrier touchant les Oursins réguliers, on voudrait savoir ce que Ludwig a à dire sur ce sujet (1). »

En ce qui concerne les Crinoïdes, son opinion reste faite. Le plexus central communique d'une part avec les chambres de l'organe cloisonné, d'autre part avec les vaisseaux sanguins interviscéraux auxquels il semble donner naissance. Ce plexus se termine du côté ventral dans un organe spongieux qui chez l'*A. Eschrichtii*, tout au moins, a quelque peu l'apparence d'une glande lymphatique et se trouve en connexion avec le vaisseau sanguin annulaire péribuccal, ainsi qu'avec les vaisseaux génitaux. Il affirme avec énergie (2) qu'aucune partie de l'appareil vasculaire ne communique avec l'extérieur. Il croit d'ailleurs si peu à une communication de ce système de vaisseaux avec le milieu ambiant par l'intermédiaire du système des vaisseaux aquifères, qu'il m'écrit à la date du 13 mars 1885 : « Si vous pouvez établir la vérité de vos vues, j'estime que vous aurez accompli dans la morphologie des Crinoïdes une révolution qui n'aura été dépassée en importance que par celle qui est résultée de la découverte du système nerveux, et mieux encore, car elle aura la plus grande influence sur la morphologie du système vasculaire des Échinodermes restantes et d'autres animaux (3) ».

Nous allons trouver d'ailleurs les vues du laborieux anatomiste d'Eton exposées d'une façon complète et mieux coordonnées que partout ailleurs dans son magnifique mémoire sur les Crinoïdes pédonculés re-

(1) *Loc. cit.*, p. 11.

(2) At present, I would emphasise two points strongly, viz the connection of the central plexus with the oral ring and genital vessels above, and with the vascular axis of the stem at is other end, which does not communicate with the exterior, as the corresponding (?) (*sic*) part of the ovoid gland is said to do in the Echinozoa. — *Loc. cit.*, p. 20.

(3) If you can establish the truth of you views, I consider that you will effect a revolution in Crinoïds morphology, second only to that which has taken place about the nervous system ; and not only that, for it will have a most important influence upon the general morphology of the vascular system both in the remaining Echinoderms and in other animals. — Herbert Carpenter, lettre particulière.

cueillis par le *Challenger* (1). Bien que plus spécialement consacrés à l'étude des *Holopus*, *Hyocrinus*, *Rhizocrinus*, *Bathycrinus*, *Pentacrinus* et *Metacrinus*, qui constituent les seuls genres de Crinoïdes fixés vivants admis par le savant anglais, les comparaisons avec l'anatomie de diverses espèces d'*Antedon* et d'*Actinometra* sont assez nombreuses pour nous fournir des documents importants. D'ailleurs, il est d'un haut intérêt de réunir dans cet historique les points capitaux de l'histoire des Crinoïdes fixés afin d'éclairer plus complètement les dispositions anatomiques que l'on observe chez les Comatules proprement dites. La complication du tube digestif est graduellement croissante des *Rhizocrinus* aux *Actinometra*. Chez les *Rhizocrinus* et les *Bathycrinus*, il rappelle par sa forme ce qu'on observe chez la larve phytocrinoïde de Comatule. L'œsophage conduit dans un grand estomac dont cinq diverticulum longitudinaux s'insinuent comme autant de cordons herniaires entre les secondes brachiales. L'estomac est légèrement réniforme par suite de la présence de l'organe dorsal qu'Herbert Carpenter nomme désormais la *glande plexiforme*. Il est suivi de l'intestin et du rectum, qui forment un demi-tour de spire dans la partie supérieure du calice pour aboutir à l'anus. En supposant un observateur placé dans l'axe du calice, les pieds tournés du côté du pédoncule et ayant derrière lui l'orifice terminal du tube digestif des Crinoïdes, ce tube descend d'abord presque verticalement en se dirigeant un peu en arrière et à droite, puis revient vers la gauche et tourne de gauche à droite, c'est-à-dire dans le sens des aiguilles d'une montre, en s'appuyant étroitement du côté externe contre les parois calcifiées du corps. Le tube digestif du *Pentacrinus decorus* diffère peu de celui des *Rhizocrinus* et *Bathycrinus*. Chez le *P. Wyville-Thomsoni*, il est plus indépendant du squelette, ne présente plus qu'un renflement stomacal peu apparent et décrit dans le calice un tour de spire complet, en présentant sur son trajet de nombreuses plicatures.

(1) *The Zoology of the Voyage* of H. M. S. Challenger. Part XXII.—Report on the Crinoïds (the Stalked Crinoïds), by Herbert Carpenter. — December 1884. — Paru seulement au commencement de 1885.

C'est ce qu'on observe aussi chez les *Antedon;* mais chez les *Actinometra,* dont la bouche est excentrique et presque marginale, le tube digestif décrit à l'intérieur du calice jusqu'à quatre tours de spire complets.

Herbert Carpenter fait remarquer en passant combien chez les *Actinometra* la position excentrique de la bouche accuse « la singulière dualité de l'organisation des Crinoïdes », dont la partie centrale semble échapper à la disposition rayonnée. J'ai longuement insisté, en 1881, dans mon livre : *Les Colonies animales et la formation des organismes* (1), sur cette dualité et montré comment elle s'explique en général, si l'on considère les Échinodermes comme résultant, à la façon des Méduses, de la réunion et de la concrescence à divers degrés d'un individu central essentiellement nourricier et d'un certain nombre d'individus rayonnants, primitivement en rapport avec la fonction de reproduction. Je disais, en effet, à propos de l'individu central : « Nous avons déjà fait remarquer l'analogie qu'il présente avec les Cystidés. Les Cystidés, jusqu'ici isolés dans la classe des Échinodermes, se trouvent donc, par cela même, intimement reliés aux formes qui vivent encore de nos jours. Chez toutes ces dernières, il est facile de reconnaître la persistance de l'individu central. *Il est représenté par le calice et le sac viscéral des Crinoïdes actuels,* par le disque des Ophiures et des Astéries, par la rosette apiciale, le tube digestif et le singulier appareil masticateur des Oursins, par le tube digestif et les organes qui en dépendent chez les Holothuries. *Tous ces organes échappent, en grande partie, à la disposition rayonnée.*

« L'individu central une fois constitué, les bras ne tardent pas à se développer, et, cette fois, par un véritable bourgeonnement. Leur disposition rayonnante est la conséquence nécessaire du mode d'existence de l'individu primitif sur lequel ils se produisent. Nous avons vu que cet individu était fixé au sol chez les Comatules; il demeure fixé pendant toute sa vie chez les autres Crinoïdes vivants, et il en était de même chez les Crinoïdes anciens desquels descendent les Échinodermes libres

(1) Notamment p. 618.

qui peuplent nos mers. L'organisme primitif qui devait produire les Échinodermes vivait dans des conditions analogues aux hydres : le groupement des parties constitutives de l'Échinoderme a été régi, en conséquence, par les lois mêmes qui ont régi le groupement des parties chez les Méduses et chez les Coralliaires. »

Ces conclusions s'imposent d'elles-mêmes si l'on se place sur le terrain du transformisme, si l'on admet, comme Herbert Carpenter et moi, que les Crinoïdes représentent, en ce cas, la souche primitive des Échinodermes, si vraiment, comme le pensent la plupart des naturalistes, l'embryogénie d'un animal n'est qu'une répétition rapide, modifiée d'ailleurs par diverses circonstances, de la généalogie de son espèce. La dualité du Crinoïde s'explique aisément dans la théorie que nous avons développée dans nos Cours et dans diverses publications périodiques avant de la publier, en 1881, dans un ouvrage didactique qu'Herbert Carpenter semble ne pas connaître; elle est inexplicable dans la théorie de Duvernoy, de Reichert et d'Hæckel, qui veulent voir dans un Échinoderme le résultat de la soudure de cinq individus sans s'expliquer sur la façon dont une semblable soudure aurait pu s'opérer.

Le *système aquifère* des Crinoïdes, encore décrit par H. Carpenter comme absolument indépendant du système des vaisseaux sanguins, se complique graduellement comme l'appareil digestif. Il comprend toujours un vaisseau annulaire péribuccal et des vaisseaux rayonnants autour de lui, d'abord au nombre de cinq, en général, puis se divisant comme les bras eux-mêmes. Ces vaisseaux ne portent pas d'ampoules comparables à celles qu'on observe chez les Étoiles de mer et les Oursins; ils présentent de chaque côté des tentacules qui disparaissent toujours en même temps que la gouttière ambulacraire, comme on le voit par un certain nombre de bras chez les *Actinometra*, et pour certaines pinnules chez les *Antedon*.

Chez les *Metacrinus*, l'anneau aquifère péribuccal se prolonge ordinairement en cinq angles vers les bras, avant de fournir chaque canal radial; il porte un nombre variable de tubes hydrophores *s'ouvrant dans la cavité générale*. Il n'existe qu'un de ces tubes chez la larve cystidéenne,

cinq chez la larve phytocrinoïde des Comatules sur le point de se détacher et chez le *Rhizocrinus lofotensis;* un nombre plus grand, quoique restreint, chez les *Bathycrinus*, tandis qu'il y en a plus de cent cinquante chez l'*Antedon rosacea* adulte et plus encore chez l'*A. Eschrichtii* et les *Pentacrinus*. Il en existe sur les prolongements angulaires du pentagone aquifère de ces derniers, et sur une petite longueur de la base des canaux rayonnants des grandes espèces d'*Antedon*. *Les entonnoirs vibratiles ou pores calicinaux sont, au point de vue physiologique, en rapport étroit avec les tubes hydrophores, mais ne communiquent avec eux que par l'intermédiaire de la cavité générale* (1).

Leur nombre est le même que celui des tubes hydrophores chez les larves cystidéennes et phytocrinoïdes des *Antedon*, chez les jeunes *Antedon*, ainsi que chez les *Rhizocrinus*, où l'on en trouve un sur chacune des plaques orales. Ce nombre est plus grand, ajoute Herbert Carpenter, chez les *Hyocrinus* (2). Mais sa phrase est construite de façon qu'on ne sait si les entonnoirs vibratiles sont en nombre plus grand que les plaques orales ou que les tubes hydrophores. Cette ambiguité est d'autant plus fâcheuse que dans sa caractéristique générale des Crinoïdes, il fait disparaître toute restriction au sujet de l'égalité du nombre des entonnoirs vibratiles et des tubes hydrophores. Il écrit simplement : « L'anneau aquifère s'ouvre par cinq tubes hydrophores ou plus dans la cavité générale, qui communique elle-même avec l'extérieur par un nombre correspondant d'entonnoirs vibratiles (3) ». Or cela est inexact : chez les Comatules et probablement les Pentacrines adultes, le nombre des entonnoirs vibratiles n'a plus aucun rapport nécessaire avec celui des tubes

(1) Dans une note spéciale, Appendice, note 1, Herbert Carpenter conteste mon assertion contraire en se fondant toujours sur sa confiance dans les observations soigneuses de Ludwig, de l'exactitude desquelles il a la malheureuse pensée de se porter garant; je n'ai à répondre à cette note que par les descriptions et les figures que l'on trouvera plus loin.

(2) P. 94.

(3) « The water-vascular ring opens by five or more water-tubes into the body-cavity, which itself communicates with the exterior by a corresponding number of water-pore. » — *Report on the Crinoidea*, etc., p. 187.

hydrophores. Le premier pore aquifère apparaît toujours sur la plaque orale située à droite de l'anus. Ces pores, chez les *Antedon* et *Pentacrinus*, sont répartis sur toute la surface du disque ; mais ils sont particulièrement nombreux autour de la bouche, plus rare dans l'aire interambulacraire anale; ils manquent tout à fait dans l'étendue de la grande aire interambulacraire anale chez les *Actinometra*, et se rassemblent dans les autres auprès des ambulacres ; dans ces Crinoïdes on peut en trouver sur la face inférieure des bras et des premières pinnules. Il n'en existe que sur la face ventrale des téguments du calice chez les *Antedon* et *Pentacrinus*.

L'étude du système des vaisseaux sanguins fait l'objet d'un paragraphe spécial. Herbert Carpenter attribue à Ludwig tout ce que l'on sait de précis sur ce système, bien que Greeff, nous l'avons vu, et peut-être Teuscher, aient quelque droit à être cités. Une partie de ce système est spéciale aux Crinoïdes; une autre leur est commune avec les Échinozoaires. Cette partie commune est représentée par un anneau vasculaire péribuccal et par des vaisseaux radiaux, qui séparent respectivement le collier nerveux et les nerfs radiaux des parties correspondantes de l'appareil aquifère. Sans nous arrêter, pour le moment, à discuter la véritable nature des conduits que Greeff, Teuscher, Ludwig et Herbert Carpenter décrivent comme en connexion avec le système nerveux, nous ferons remarquer que leur assimilation avec le vaisseau périœsophagien décrit par Kœhler chez les Oursins est déjà passablement hardie. Ce vaisseau est tout autrement placé. Quoi qu'il en soit, au moins chez les *Pentacrinus*, *Promachocrinus*, *Antedon*, *Actinometra*, le vaisseau sanguin péribuccal serait, suivant Herbert Carpenter, en communication avec un plexus serré de vaisseaux à parois glandulaires soutenus par du tissu conjonctif. Ce *plexus labial* est lui-même en connexion : 1° avec les branches ventrales de la glande plexiforme ; 2° avec les vaisseaux génitaux des bras; 3° avec une partie des vaisseaux interviscéraux. Ces derniers forment autour du tube digestif un réseau très développé qui s'anastomose lui-même avec la glande plexiforme. Le plexus latéral est particulièrement développé du côté

gauche du corps, surtout au voisinage de l'anus. Chez le *Promachocrinus Kerguellenensis*, l'*Antedon Eschrichtii*, l'*A. quadrata* et l'*A. antarctica*, une portion du plexus labial entre la bouche et l'anus diffère tellement du reste de l'organe et se trouve si nettement limitée qu'on peut le désigner sous le nom spécial d'*organe spongieux*. Le développement particulier du tissu conjonctif qui supporte les vaisseaux caractérise surtout cet organe spongieux. Les figures auxquelles renvoie l'auteur ne permettent guère malheureusement, en raison de leur exécution lithographique très défectueuse, de se rendre un compte exact de la disposition réelle, de l'aspect et des rapports de toutes les parties qui sont *massées*, comme disent les dessinateurs, mais non représentées en détail. L'organe spongieux est moins développé et plus variable chez l'*Antedon rosacea* que chez les formes déjà citées; aucune partie du plexus labial très développé des *Pentacrinus* ne se spécialise ainsi. Herbert Carpenter ne donne presque aucun détail absolument nouveau sur la structure de la glande plexiforme, dont il a vu, avec toute certitude, dit-il, les ramifications s'anastomoser d'une part avec le plexus labial, et d'autre part se continuer avec les vaisseaux sanguins interviscéraux. Là encore, Herbert Carpenter critique ce que j'ai dit (1) des rapports de cette glande avec l'organe cloisonné, ainsi que de ses ramifications en cul-de-sac, et explique, à ce propos, comment, sur des séries de coupes, on arrive à distinguer les canaux qui se terminent en cul-de-sac de ceux qui continuent leur cours. Nous montrerons dans le corps du Mémoire à quoi correspondent nos descriptions; d'ailleurs, nous avons déjà dit que la glande plexiforme a été l'objet d'une singulière confusion; on a fait un seul et même organe du *stolon génital* et des canaux nombreux qui l'accompagnent. A mesure qu'elle s'engage dans l'entonnoir formé par les basales, ce qu'Herbert Carpenter appelle la glande plexiforme diminue graduellement de diamètre, perd sa structure glandulaire et son aspect lobulé, *des cavités vasculaires commencent à apparaître à son intérieur* et se groupent en six conduits : l'un axial, les cinq autres disposés en cercle

(1) E. Perrier, Sur l'organisation des Crinoïdes. — *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, juillet 1883, t. XCVII, p. 188.

autour de lui. Ces derniers se dilatent, comme je l'ai expliqué de mon côté, au niveau des basales, en cinq chambres qui constituent les cinq chambres de l'organe cloisonné. Le vaisseau axial ne se dilate pas, mais peut se partager en deux ou plusieurs autres vaisseaux. Les cinq vaisseaux périphériques fournissent le vaisseau axial des cirres chez les *Pentacrinus;* les cirres des Comatules reçoivent leur vaisseau axial *de ceux qui forment l'axe central de l'organe cloisonné ;* ces vaisseaux *se dirigent horizontalement vers l'extérieur au-dessous des cinq chambres de l'organe cloisonné, formant cinq groupes radiaux en position, comme les premiers cirres et ceux de la tige des Pentacrines.* On se rappelle que W. Carpenter considérait, au contraire, comme interradiaux les premiers cirres du phytocrinoïde, ce qui prouve que leur orientation n'est peut-être pas aussi nette que le dit Herbert Carpenter.

Pour le zoologiste de la commission du *Challenger*, le *plexus labial des Crinoïdes représente le* VAISSEAU ABORAL ou cercle vasculaire des Échinozaires, la glande plexiforme étant raccourcie, mais, en revanche, étendue en surface. Carpenter fonde son opinion sur ce que l'anneau aboral des Astéries et des Oursins est comme la glande plexiforme des Comatules en communication avec les vaisseaux génitaux.

On remarquera que si, dans cette description, l'auteur anglais consacre l'opinion que le système vasculaire des Crinoïdes est un système clos, à la façon de celui des Vers annelés et des Vertébrés. S'il le considère tout à la fois comme séparé de la cavité générale et de l'appareil aquifère, il ne nous dit en aucune façon comment le liquide sanguin circule dans ce singulier appareil, ni quelle route il y peut suivre. Avec nous, il supprime le cœur, mais il ne le remplace pas; il n'est plus question ni de vaisseaux afférents ni de vaisseaux efférents. La circulation des Crinoïdes ne devrait plus être comparée à celle des Vertébrés ou des Vers, mais Herbert Carpenter ne voit pas encore que ces concessions rendent inévitable cette conséquence.

A la description de l'appareil vasculaire se lie plus intimement qu'on

ne pourrait le supposer *a priori* la description de l'appareil génital tel que le conçoit Herbert Carpenter. William Carpenter avait observé, nous l'avons vu, que le prolongement axial des larves phytocrinoïdes, confondu depuis avec la glande plexiforme des adultes, se partage du côté ventral en cinq branches, dont chacune pénètre dans un bras pour en former le rachis génital. Bien qu'il fût, à cet égard, demeuré quelque peu dans le doute, W. Carpenter était donc disposé à voir dans le prolongement axial du pédoncule l'origine de l'appareil génital. Cette opinion, nous le verrons plus tard, était parfaitement exacte. Mais Ludwig, s'il constate que les éléments génitaux ne sont autre chose qu'une transformation de l'épithélium de tubes contenus à leur tour dans des vaisseaux nés du plexus labial, ne se prononce pas sur l'origine des tubes génitaux eux-mêmes, et Herbert Carpenter, tout en signalant l'opinion de son père, ne cherche pas à la démontrer. Il a vu cependant des ovaires bien développés dans la portion du plexus vasculaire située sous l'ambulacre postérieur gauche de certains *Antedon rosacea ;* il a suivi des ovaires analogues jusqu'auprès du péristome de deux ou trois *Antedon pulchella* et dans diverses parties de la cavité générale de l'*Antedon carinata ;* ces faits lui paraissent importants au point de vue de la morphologie générale des Crinoïdes, puisqu'ils démontrent que dans les Blastoïdes et les Cystidés sans bras l'appareil génital pouvait être situé dans le calice ; mais il ne l'éclairent pas sur le point de départ de l'appareil génital et ils lui paraissent seulement mettre hors de conteste les rapports signalés par Ludwig entre l'appareil génital et l'appareil vasculaire. Les éléments génitaux pouvant se développer accidentellement dans le calice chez diverses espèces d'*Antedon* où les pinnules seules en contiennent d'habitude, on ne s'étonnera pas que l'ovaire ait pu être trouvé bien développé dans les bras de l'*Holopus Rangii* et de quelques espèces de *Pentacrinus* ou de *Metacrinus*. Les œufs ne sont que des cellules agrandies de l'épithélium du tube génital, ils finissent par être enveloppés d'un follicule cellulaire spécial.

Enfin, l'étude du système nerveux fournit à Herbert Carpenter la matière d'un de ses chapitres les plus importants. L'existence d'un sys-

tème nerveux situé sous l'épithélium de la gouttière ambulacraire continue à être admise, mais la plus grande importance est donnée au système nerveux axial. Le premier est considéré comme la partie principale d'un réseau nerveux exodermique correspondant à celui qui a été signalé chez les Astéries, les Holothuries, beaucoup de Cœlentérés et de Vers. Le second est la partie centrale d'un réseau nerveux mésodermique comparable à celui qui a été décrit chez ces mêmes animaux. Herbert Carpenter se donne beaucoup de mal pour éviter les objections morphologiques qui pourraient être faites à l'existence de ce dernier système; il aurait pu faire remarquer simplement que nous ignorons encore comment un Oursin, une Holothurie, une Étoile de mer, une Ophiure, peuvent dériver d'un Crinoïde, et que jusqu'au moment où l'on aura sur ce point quelque idée précise, c'est parler pour ne rien dire que d'élever des objections morphologiques; il est vrai que rien n'est facile comme de parler longtemps sur ce qui n'est qu'hypothétique.

Les conditions dans lesquelles il a travaillé n'ont pas permis à Herbert Carpenter d'ajouter beaucoup à ce que nous savons sur la structure intime du système nerveux axial des Crinoïdes, mais il nous apporte des documents importants sur la disposition générale de ce système nerveux dans les genres nombreux qu'il a étudiés. Il n'a pas vu les cordons axiaux du squelette émettre de ramifications chez les *Rhizocrinus;* ces ramifications sont également peu développées chez les *Holopus*, mais elles sont nombreuses et se voient facilement chez les *Bathycrinus*, les Pentacrinidæ et les Comatulidæ. On en trouve même dans un certain nombre d'articles de la tige des *Pentacrinus*. Elles sont particulièrement bien développées chez l'*Antedon Eschrichtii* et l'*Actinometra parvicirra*, où l'on en voit naître dans chaque segment, de quatre à six disposées en verticille autour d'un même point. Des cordons latéraux longitudinaux naissent de chaque côté des branches ventrales. Chez l'*Antedon Eschrichtii*, ces branches se prolongent en se ramifiant jusque dans les festons de la gouttière ambulacraire, comme je l'ai aussi indiqué en 1883 pour l'*Antedon rosacea*, et l'on retrouve des ramifications de ce genre de chaque côté de la portion discoïdale des

gouttières ambulacraires. On ne saurait plus discuter aujourd'hui la nature nerveuse de toutes ces formations que j'ai pu suivre aussi bien dans les muscles que dans la peau (1) et qui ont été récemment l'objet d'expériences physiologiques démonstratives de la part de Jickeli et de Marshall (2). La marche des cordons nerveux principaux diffère d'ailleurs avec les genres. Les cinq cordons interradiaux primitifs peuvent se diviser dans l'intérieur des basales (*Antedon*, *Actinometra*, *Pentacrinus*, *Metacrinus*), à leur extrémité (*Rhizocrinus*) ou seulement plus loin, de manière à n'entrer dans les radiales que par les côtés (*Thaumatocrinus*, *Bathycrinus*). Les commissures qui unissent ces parties peuvent présenter des dispositions caractéristiques dans les diverses formes de Crinoïdes ; il serait hors de propos de discuter ici ces résultats, qui, pour le moment du moins, n'ont qu'un intérêt de nomenclature.

Il nous reste à parler des observations d'Herbert Carpenter relativement à ces singulières productions que Wyville Thomson appelait les *glandes du calcaire*, que j'ai appelées en 1873 les *corps sphériques* parce qu'elles n'ont évidemment rien à faire avec la production du calcaire et qu'Herbert Carpenter appelle les *saccules*. Ces corps énigmatiques ont été récemment considérés comme des parasites et désignés sous le nom de *Zooxanthelles*. Herbert Carpenter ne trouve pas qu'il y ait encore de raisons suffisantes pour se ranger à cette opinion. Il signale l'absence complète des corps sphériques chez les *Actinometra*, *Thaumatocrinus*, *Eudiocrinus Semperi* et *Japonicus*, *Holopus;* ils sont rares chez les *Atelecrinus*, *Pentacrinus*, *Rhizocrinus* et *Bathycrinus*, n'existent que sur les pinnules chez le *Promachocrinus Kerguelenensis;* ils sont très abondants chez les *Eudiocrinus indivisus*, *atlanticus* (E. Perrier), et chez tous les *Antedon*, où on en trouve même sur les parois de l'intestin. Cette inégale distribution montre que ce ne sont pas là des organes de quelque importance, si tant est que ce soient

(1) E. Perrier, Sur l'organisation des Crinoïdes. — *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, t. XCVII, p. 188, 1883.

(2) Marshall, On the nervous system of Antedon rosaceus. — *Quarterly Journal of microscopical Science*. July 1884.

des organes; mais on ne peut rien conclure de ces données relativement à leur véritable nature. L'énergie avec laquelle les éléments contenus dans les corps sphériques fixent les matières colorantes conduit Herbert Carpenter à parler de ces substances. Monby a désigné sous le nom de *pentacrinine* la matière rouge dans un milieu acide, verte dans un milieu alcalin qui colore en vert, en brun ou en noir les *Pentacrinus* et les *Holopus*, et se trouve en abondance, quoique masquée chez les *Metacrinus*. Cette substance présente au spectroscope des bandes d'absorption caractéristiques; il en est de même de l'*antédonine*, qui colore en rouge pourpre l'*Actinometra striata* et quelques espèces d'*Antedon* du cap York; mais le pigment rouge, soluble dans l'alcool et l'eau douce, de l'*Antedon rosacea* et de la plupart des autres espèces est une substance d'une nature différente et qui ne présente pas de bandes spéciales d'absorption.

Recherches de Jickeli et de Milnes Marshall (1884).— En présence des désaccords profonds que l'interprétation des organes des Comatules avait fait naître, s'imposait la nécessité d'étudier jusque dans ses moindres détails histologiques l'organisation de ces animaux. C'est le but que s'est proposé Jickeli, qui n'a encore publié sur les résultats obtenus par lui (1) que deux notes préliminaires, relatives à la constitution du système nerveux. Comme je l'avais fait en 1883, d'après mes nouvelles observations, Jickeli se range à l'avis de William Carpenter relativement à la nature nerveuse des cordons axiaux du squelette brachial et de l'organe en forme de coupe auquel ils aboutissent dans la pièce centro-dorsale; il confirme cependant l'existence du nerf ambulacraire décrit par Teuscher et par Ludwig entre le canal ambulacraire et l'épithélium de la gouttière de ce nom; en outre, il pense avoir découvert un troisième centre nerveux, composé d'un pentagone entourant la bouche et dont les sommets donneraient chacun naissance à deux cordons nerveux courant parallèlement aux canaux ambulacraires. De ces cordons naîtraient ensuite des branches

(1) Carl F. Jickeli, Vorlaufige Mittheilungen über den Bau der Echinodermen. — *Zoologischer Anzeiger*, t. VII, p. 346 à 349 et 365 à 370, 1er avril 1884.

latérales qui innerveraient les canaux ambulacraires et se termineraient dans les papilles des tentacules. Jickeli a retrouvé dans l'axe de ces papilles la fibre réfringente que j'y avais signalée en 1873, et que Ludwig a prise depuis pour le canal excréteur d'une glande; il a vu cette fibre se terminer par un long flagellum. Il a revu les trois ou quatre soies qui terminent chaque papille et dans lesquelles viennent aboutir les prolongements extérieurs d'autant de cellules bipolaires situées à la base de la papille. Je trouve cette disposition représentée dans un de mes dessins faits à Roscoff en 1877, mais que je n'ai pas publié; les cellules décrites par Jickeli sont d'ailleurs très faciles à voir.

Jickeli confirme par des expériences décisives son opinion relativement à la nature nerveuse des cordons axiaux du squelette des *Antedon,* ce qu'avait déjà entrepris, du reste, William Carpenter. Presque en même temps, Milnes Marshall instituait au laboratoire de Naples, pour éclaircir ce point, un système complet d'expériences dont il résume ainsi les conclusions :

1° La capsule centrale et ses prolongements, les cordons axiaux et leurs branches, constituent le principal système nerveux des *Antedon;*

2° La capsule centrale est spécialement liée à la coordination des mouvements complexes de natation et au redressement des bras lorsqu'ils sont repliés en dedans;

3° Les cordons axiaux fonctionnent tout à la fois comme nerfs afférents et efférents;

4° Les bandes subépithéliales sont probablement aussi des nerfs; mais leur fonction n'a pu être exactement déterminée; elle peut être secondaire et relative seulement aux tentacules ambulacraires et à l'épithélium;

5° L'enlèvement des viscères ne paraît pas causer un grand préjudice à l'animal, et la masse viscérale est complètement reconstituée au bout de quelques semaines.

La nature nerveuse des cordons axiaux est donc désormais hors de doute, opinion à laquelle nous avaient conduit nos recherches anatomiques un an avant la publication de celles de Jickeli et de Marshall.

Recherches embryogéniques de J. Barrois (1886). — Mais si ce point est éclairci, une courte note de M. J. Barrois, récemment parue dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, vient remettre en question quelques-unes des données embryogéniques adoptées depuis le mémoire de Götte. Suivant Barrois, le phénomène qui suit la fermeture du blastopore (1) serait « l'étranglement de la vésicule endodermique en deux parties : l'antérieure, qui s'allonge pour se partager en vésicule aquifère et intestin; la postérieure, qui s'étire en largeur pour se diviser en deux sacs péritonéaux. Ces derniers ne changent pas de place, mais se transforment en deux disques qui se rejoignent en un manchon tout autour de l'intestin. Ces disques ne s'étendent jamais au delà de cet organe et n'émettent aucun prolongement en avant ni en arrière. Le cordon qui parcourt la tige du jeune Pentacrine ne provient en aucune façon d'un prolongement de ce genre, mais se forme exclusivement aux dépens du mésenchyme.

« Il en est de même du vestibule (ou chambre tentaculaire), qui se forme aux dépens du prétendu blastopore. Ce dernier n'est pas un reste d'ouverture destiné à disparaître, mais une fossette d'apparition tardive. A la fixation, cette fossette s'approfondit et donne naissance par invagination à un sac entièrement fermé qui se glisse entre l'anneau ambulacraire et la portion de l'exoderme qui fournira le dôme du calice (2). »

La brièveté de cette note en rend plusieurs propositions difficiles à comprendre; nous discuterons les autres au cours de la seconde partie de ce mémoire.

(1) Cette fermeture a déjà été décrite par Götte, ce qui paraît avoir échappé à M. Barrois.

(2) J. Barrois, Sur l'Embryogénie des Comatules. — *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CII, p. 1176, 1886.

RÉSUMÉ DE L'HISTORIQUE

Il était nécessaire, pour donner une idée exacte de l'état de la question, au moment où nous avons entrepris nos recherches, d'exposer dans son ensemble les idées de chacun des naturalistes qui se sont occupés de l'histoire des Comatules : nous pouvons maintenant condenser en quelques lignes les opinions qui ont été successivement émises par les auteurs relativement aux différents organes.

1° La bouche. — Méconnue par Guettard (1755), Lamarck (1816), Schweigger, elle est décrite d'abord par Adams (1800), puis par Blumenbach, Cuvier (1817), Fr.-S. Leuckart (1823), Meckel (1823), et sa position est dès lors définitivement fixée.

2° L'anus. — Considéré comme l'orifice unique du tube digestif par Schweigger, mais bien déterminé depuis.

3° Le tube digestif. — Connu, sauf dans quelques détails, depuis Heusinger (1826).

4° Les gouttières ambulacraires. — Décrites par Heusinger (1826).

5° Les tentacules. — Signalés par Savigny, Delle Chiaje (1829), décrits comme tous semblables entre eux par Johannes Müller (1840-1843). Wyville Thomson (1864) et William Carpenter (1865) en distinguent de deux sortes, les uns s'ouvrant directement dans le canal ambulacraire (*tentacules extensibles*), les autres (*tentacules inextensibles*) s'ouvrant dans les festons de la gouttière ambulacraire, qui conduisent eux-mêmes dans le canal ambulacraire. Je démontre (1870-1873) que les festons n'ont rien à faire avec le canal ambulacraire ; que celui-ci fournit alternativement de chaque côté des ramifications dont chacune se divise en trois branches

formées d'un grand et de deux petits tentacules. Cette description est définitivement admise.

6° Les papilles des tentacules. — Signalées par J. Müller (1840), revues depuis par tous les auteurs. Je signale (1870-1873) trois soies évidemment tactiles à leur extrémité, et je les considère en conséquence comme des organes du toucher, Ludwig (1877) en fait des organes de sécrétion; mais mon opinion est adoptée par Möbius et Bütschli, Götte (1877) et Jickeli (1884), à la suite de leurs propres recherches.

7° Les canaux ambulacraires. — Méconnus par tous les auteurs jusqu'à Wyville Thomson (1864) et William Carpenter (1865); je les décris de nouveau (1873) en indiquant les fibres qui traversent leur lumière et contribuent à leur donner l'aspect d'un canal à doubles parois; ils sont encore méconnus en 1875 par Semper, mais retrouvés depuis par tous les auteurs, ainsi que les trabécules qui les traversent, sans former cependant, comme Ludwig suppose que je l'ai cru, une cloison continue à la limite interne de l'espace qu'ils occupent.

8° L'anneau ambulacraire périoesophagien. — Signalé par Wyville Thomson (1864) chez les larves cystidéenne et phytocrinoïde, il est méconnu par William Carpenter (1865-1875) chez les Comatules adultes; je l'avais cependant observé et décrit dans l'intervalle (1870-1873); son existence est aujourd'hui incontestée.

9° Les tubes hydrophores. — Découverts presque simultanément par William Carpenter, Greeff, Teuscher et Ludwig (1877). Les deux premiers décrivent ces tubes comme des cæcums; Teuscher suppose, sans pouvoir le prouver, qu'ils font communiquer les vaisseaux de la cavité générale avec l'anneau ambulacraire. Ludwig et depuis lui Herbert Carpenter et Jickeli (1883) admettent qu'ils s'ouvrent librement dans la cavité générale, ce qui est inexact.

10° Les entonnoirs vibratiles. — Signalés en 1840 chez les Pentacrines par Johannes Müller comme des pores traversant au moins la plus grande partie de la paroi du corps et figurés comme de simples points; bien figurés pas Grimm (1872), qui ne peut suivre dans toute son étendue le canal qui les

continue; observés (1870) et signalés par moi (1873), faute de coupes, comme des culs-de-sac tapissés d'un épithélium vibratile qui leur donne l'aspect d'organes sensitifs; décrits de nouveau (1877) par Greeff, Ludwig, William Carpenter, et plus tard Herbert Carpenter (1877-1884), qui les considèrent comme s'ouvrant dans la cavité générale. Teuscher, au contraire, pense (1877) qu'ils conduisent dans les vaisseaux, interprétation seule exacte, s'il était certain que Teuscher a vu les véritables vaisseaux de la cavité générale, ce que Ludwig conteste. La question demeure donc entière.

11° Les vaisseaux de la cavité générale. — Presque simultanément (1877), Greeff, Teuscher et Ludwig parlent de *vaisseaux* courant dans la cavité générale ; mais il demeure douteux que ces auteurs entendent toujours la même chose par ce nom. Tous ont vu cependant certaines parties de l'appareil de canalisation des Comatules. Ludwig seul figure (1879) quelques-uns des canaux de la cavité générale et ses interprétations sont admises de tous points par Herbert Carpenter (1879-1884). Tous ces auteurs admettent chez les Comatules l'existence d'un appareil circulatoire complètement clos, tout à fait sans communication avec l'appareil ambulacraire, et construit, en somme, sur le type de l'appareil circulatoire des Vers annelés et des Vertébrés. Nous montrerons que c'est là une conception erronée.

12° L'organe axial. — Nous conservons à dessein, pour le moment, ce nom sans signification, en raison des interprétations diverses auxquelles cet organe a donné lieu. William Carpenter (1877) le décrit comme un prolongement de l'axe du pédondule, et, sans s'expliquer sur sa structure, pense qu'il est en continuité avec les glandes génitales. Greeff, Teuscher, Ludwig, en font, en même temps, une dépendance de l'appareil vasculaire. C'est pour Ludwig un plexus de vaisseaux, peut-être contractile, qui mériterait mieux que toute autre partie le nom de cœur, et qu'on doit considérer en tout cas comme la partie centrale de l'appareil circulatoire; Teuscher et plus tard Herbert Carpenter en font un organe rudimentaire, Greeff n'en parle que comme d'un plexus vasculaire; cependant Jourdain,

étudie les Étoiles de mer (1867), moi, les Oursins (1874), Apostolidès, les Ophiures (1882), Kœhler, les Oursins, et tous nous arrivons à la conclusion que l'organe correspondant de ces Échinodermes est de nature glandulaire. Herbert Carpenter remplace enfin (1883-1884) le nom de plexus central par celui de *glande plexiforme ;* mais cette glande est en communication multiple avec l'appareil circulatoire et notamment avec le plexus labial d'où partent les vaisseaux génitaux; en somme, c'est pour lui une glande vasculaire. On verra par l'exposé de nos recherches qu'il faut modifier toutes ces conclusions, l'organe en question comprenant le stolon génital entouré par un lacis de canaux.

13° L'organe cloisonné. — Considéré par Heusinger comme un cœur de forme annulaire (1827), par J. Müller comme un cœur en forme de sac (1840-1844), il est exactement décrit (1865-1877) par William Carpenter, qui le considère comme un système de cavités sans importance, creusées dans une masse de substance nerveuse et comparables aux ventricules du cerveau des vertébrés. Greeff, Teuscher, Ludwig (1877) et tous les autres auteurs en font une dépendance de l'appareil vasculaire en rapport avec la nutrition des cirres, mais contestent ou nient la nature nerveuse de ses parois.

14° Les cavités des bras. — N'ayant pas aperçu le canal ambulacraire, Johannes Müller (1840-1843) et Semper (1875) ne décrivent que deux cavités dans les bras; William Carpenter décrit au contraire trois canaux : le *canal tentaculaire,* le *canal sous-tentaculaire* et le *canal cœliaque.* Il considère ces deux derniers canaux comme le *canal efférent* ou *artériel* et le *canal afférent* ou *veineux* d'un appareil circulatoire complété par la cavité générale (1865). Wyville Thomson n'ayant étudié que des larves cystidéenne ou phytocrinoïde, ne trouve dans les bras que le canal tentaculaire et un prolongement de la cavité générale (1864); c'est la conclusion à laquelle me conduit, en 1873, l'étude de jeunes individus ou de bras en voie de rédintégration. Dans ces conditions, le canal cœliaque décrit par W. Carpenter est, en effet, nul ou extrêmement réduit. Personne ne se préoccupe d'accorder ces conclusions opposées; mais l'existence, chez

l'animal adulte, des trois cavités décrites par W. Carpenter est confirmée par tous les auteurs sans qu'on ajoute rien relativement aux jeunes Comatules. Exagérant, en quelque sorte, les idées de W. Carpenter, Teuscher ne voit dans les cavités sous-tentaculaire et cœliaque des bras que deux vaisseaux chargés de nourrir ces organes (1877). En même temps, Greeff, Ludwig et depuis eux tous les autres auteurs confirment que ces cavités ne sont que des dépendances des deux parties superposées dont se compose la cavité générale dans le calice.

Nous verrons qu'il y a quelque chose de vrai dans les deux opinions; d'autre part, le mode de formation des cavités brachiales demeure un problème à résoudre.

15° L'appareil reproducteur. — Dujardin (1835) et John Thompson (1836) signalent les premiers la présence des ovaires dans les pinnules, mais demeurent hésitants en ce qui concerne les testicules; Dujardin est tenté de déterminer les corps sphériques comme des organes mâles. Au contraire, Forbes (1841) voit les organes mâles dans les pinnules, les organes femelles dans les corps sphériques; mais, la même année, Johannes Müller montre que chez les Comatules les sexes sont séparés, les ovaires et les testicules occupant la même place dans les pinnules. Il considère comme un nerf une sorte de cordon contenu dans la cloison qui sépare les deux cavités brachiales. W. Carpenter (1865) et Semper (1875) démontrent que ce prétendu nerf est un cordon unissant ensemble les ovaires et les testicules contenus dans les pinnules d'un même bras. W. Carpenter suit (1865) ces *rachis génitaux* jusque dans le calice et pense qu'ils vont se rattacher à l'organe axial, sans cependant pouvoir le démontrer chez l'animal adulte. En 1877, Ludwig ayant présenté l'organe axial comme la partie centrale de l'appareil circulatoire, on se borne à le considérer comme fournissant par l'intermédiaire du plexus labial les vaisseaux qui enveloppent les rhachis génitaux dont les connexions précises et le mode de formation demeurent inconnus.

16° Le système nerveux. — Après avoir relevé l'erreur commise par Johannes Müller relativement au système nerveux, William Carpenter et

Semper (1865-1875) considèrent comme le système nerveux le cordon axial contenu dans le squelette des bras, et que J. Müller avait pris pour un canal. Ils ne donnent pas toutefois de preuve positive de leur opinion.

En 1873, ayant constaté que cet axe n'était qu'une portion non calcifiée du tissu mésodermique de la face ventrale du bras, il me semble impossible qu'un organe ainsi formé soit de nature nerveuse.

En 1877, Greeff, Teuscher et Ludwig, mus par le désir d'établir une étroite homologie entre les Comatules et les autres Échinodermes, en cherchent le système nerveux tout autour de la bouche et au-dessus du canal ambulacraire. Chacun croit reconnaître un système nerveux soit dans l'épithélium de la gouttière ambulacraire, soit dans une couche sous-jacente. Greeff et Ludwig dénient à l'axe du squelette toute signification nerveuse; Ludwig s'appuie pour cela sur les mêmes arguments que moi. Teuscher est moins opposé à la détermination de W. Carpenter et de Semper; mais cette détermination lui paraît soulever de grandes difficultés morphologiques. Herbert Carpenter admet deux systèmes nerveux : celui signalé par Ludwig et celui décrit par son père. Il essaye de les relier l'un à l'autre, sans y parvenir cependant d'une manière complète. A ces deux systèmes nerveux, Jickeli en ajoute un troisième; mais il ne reste de bien démontré par les expériences physiologiques de William Carpenter, de Jickeli et de Marshall que la nature nerveuse de l'axe du squelette calcaire des bras.

17° Les syzygies. — Décrites pour la première fois par Johannes Müller (1840), elles sont signalées depuis par tous les auteurs et employées couramment dans la caractéristique des espèces. Mais on les considère comme des articulations immobiles, dépourvues de muscles, dont les deux segments composants sont simplement unis entre eux par des ligaments. Du rôle de ces bizarres sutures, il n'est question nulle part, et l'on ne songe à s'étonner ni de leur existence, ni de la régularité avec laquelle elles sont distribuées. Cette régularité suffirait cependant à faire soupçonner qu'elles doivent avoir quelque importance physiologique. C'est, en effet, ce que nous aurons à montrer.

18° Les tissus. — Wyville Thomson (1864) et William Carpenter (1865) considèrent les tissus mous de la Comatule comme exclusivement formés de sarcode. J'ai montré (1873) que les parties molles de ces animaux présentaient des éléments anatomiques aussi différenciés que chez tous les autres animaux. Greeff, Teuscher, Ludwig, Götte et Jickeli ont depuis étendu les données que j'avais réunies dans un premier travail; mais une étude complète et coordonnée de l'histologie de la Comatule reste à faire.

19° Le développement. — John Thompson découvre (1827) la larve phytocrinoïde de la comatule; Busch décrit (1840) la larve vermiforme et Allman (1863) la larve cystidéenne. C'est alors que Wyville Thomson et William Carpenter entreprennent une étude méthodique du développement de la Comatule.

Wyville Thomson a vu la ponte, indiqué les premières phases de la segmentation, mais il compare l'être qui résulte de cette segmentation à une Difflugie, et la larve vermiforme à un Infusoire cilié dont le corps serait formé de sarcode. Il croit à tort avoir découvert à cette larve une bouche et un anus; il n'en indique pas moins, d'une manière générale, le mode de formation de la larve cystidéenne dans la larve vermiforme, dénombre très exactement les tentacules, constate leurs rapports avec un anneau péri-œsophagien et décrit fort bien le squelette de la larve; mais il croit que tous les organes sont creusés dans du sarcode. William Carpenter poursuit avec plein succès l'étude du squelette de l'animal, fait connaître le mode de développement et de croissance des bras, et émet au sujet des organes toutes les opinions relatées dans les paragraphes précédents. Il n'en reste pas moins impossible, avec les données rassemblées par les deux savants anglais, de comparer le développement des Comatules à celui des autres Échinodermes. Cette lacune est comblée par Götte (1877), qui décrit la segmentation, fait connaître la gastrula, découvre le mode de formation et de développement des poches péritonéales et ambulacraires, décrit la façon si singulière dont la bouche apparaît, mais s'arrête malheureusement à peu près là. Greeff signale presque en même temps l'existence précoce de l'organe axial dans une larve cystidéenne à

calice fermé, tandis que Ludwig (1879) constate chez cette même larve, après l'ouverture du calice, l'existence d'un tube hydrophore unique qu'il croit s'ouvrir dans la cavité générale. Barrois conteste en partie les données publiées par Götte. Personne ne signale d'ailleurs le mode précis de formation du premier tube hydrophore, du premier entonnoir vibratile, de l'organe axial, de l'organe cloisonné, des vaisseaux, du tube hydrophore, de l'entonnoir vibratile, de l'appareil génital. Il reste donc à explorer un vaste champ d'investigations.

Telles sont les idées successives qui ont été mises en avant, relativement à l'organisation des Comatules. Il sera facile, par la comparaison du tableau que nous venons de tracer et de nos résultats, de mesurer le chemin que nous croyons avoir parcouru.

DEUXIÈME PARTIE

DÉVELOPPEMENT DE L'ANTEDON ROSACEA

DIVISION DU SUJET; COMPLÉMENTS RELATIFS A LA PREMIÈRE PHASE DE DÉVELOPPEMENT.

On peut distinguer dans le développement de l'*Antedon rosacea* ou *Comatula mediterranea* quatre formes entre lesquelles il existe naturellement une multitude d'intermédiaires, et qui peuvent être considérées comme le terme momentané d'autant de séries successives de phénomènes évolutifs. Ces formes sont :

1° Celle de *larve vermiforme* ou larve libre, ciliée, à symétrie bilatérale, parvenue au moment où elle va se fixer;

2° Celle de la larve fixée, à calice ouvert, à tube digestif complet, pourvu d'une bouche et d'un anus; à tentacules au nombre de 15 ou de 25, mais encore dépourvu de bras. C'est ce que nous avons proposé d'appeler la *larve cystidéenne*, pour rappeler les analogies que présente la Comatule à cet âge avec les Crinoïdes sans bras ou à bras rudimentaires, qu'on nomme les *Cystidés ;*

3° Celle de la larve pourvue de bras et de cirres et prête à se détacher, larve qu'on désigne souvent sous le nom impropre de *larve pentacrinoïde*, et qu'il vaut mieux appeler *larve phytocrinoïde*, en employant le nom créé exprès pour elle par de Blainville;

4° La forme adulte.

La réalisation de chacune de ces quatre formes marque la fin d'un chapitre de l'évolution de la Comatule. Il y a donc lieu de diviser en quatre chapitres l'histoire du développement de ce Crinoïde. Le premier chapitre comprend l'exposé des phénomènes embryogéniques depuis la fécondation de l'œuf jusqu'au moment où la larve vermiforme va se fixer; le second chapitre commence à l'étude des procédés de fixation et conduit l'animal jusqu'au moment où, *larve cystidéenne*, il est devenu capable de prendre sa nourriture dans le milieu extérieur; le troisième chapitre étudie la façon dont les bras apparaissent et se développent, le mode de formation des cirres et les modifications internes qui s'accomplissent en même temps que se produisent ces parties importantes de l'organisme; il se termine par l'étude du procédé grâce auquel le jeune animal se détache de son pédoncule; enfin, le quatrième chapitre est l'histoire du développement des organes du jeune animal jusqu'au moment où ils ont atteint leur forme définitive.

A ce moment commence une autre tâche, qui doit faire l'objet d'une nouvelle partie descriptive de ce travail : c'est l'exposé de la structure, des rapports et des fonctions des différents organes de l'animal arrivé au terme de sa croissance. Ces différents chapitres ne sauraient être également traités ici. On a pu se convaincre, par l'historique qui précède, que les travaux de Götte contiennent à peu près tout ce qui viendrait se ranger dans notre premier chapitre. Il resterait seulement à observer en détail les phénomènes de la fécondation, les premières phases de la segmentation de l'œuf et les phases successives du développement qui amènent la production de la gastrula. Je n'ai pas eu entre les mains d'éléments de travail me permettant de combler ces lacunes. M. le professeur Viguier a eu la bonté de m'envoyer à plusieurs reprises des Comatules dont les bras étaient chargés d'œufs en voie de développement. Malheureusement, tous les œufs que j'ai pu observer étaient à peu près au même stade, celui qui est figuré planche X, figure 10, de ce travail. Les plus jeunes sont des blastosphères parfaitement régulières, présentant

une vaste cavité centrale et dont les parois sont formées de grandes cellules de forme légèrement pyramidale. Sur une coupe on compte seize de ces cellules, dont quatre, occupant un pôle de l'œuf légèrement aplati, sont notablement plus grandes que leurs voisines, plus granuleuses, moins bien délimitées vers la cavité intérieure, et ne laissent pas distinguer de noyau, tandis qu'un gros noyau arrondi, à surface légèrement vermiculée, apparaît nettement dans les onze cellules restantes. Il existe un coagulum à l'intérieur de la cavité de segmentation, et une épaisse membrane vitelline entoure l'œuf, dont elle n'est séparée que par une faible distance.

Les grandes cellules indiquent la région où la blastosphère va commencer à se creuser pour se transformer en gastrula; elles sont évidemment en voie de division; souvent deux d'entre elles plus grandes que leurs deux voisines sont seules sans noyau ou ne présentent qu'un noyau à contours diffus; chez les deux cellules voisines, les noyaux sont plus nets, mais entourés de tractus rayonnants de protoplasma formant de véritables asters, tandis que les cellules restantes, et particulièrement celles du pôle opposé à celui qu'occupent les grandes cellules, ont des noyaux arrondis, à contours franchement délimités, souvent pourvus d'un nucléole et entourés d'un protoplasma uniformément granuleux, sans trace de figure kariolytique. Les plus âgés des embryons que j'ai eus à ma disposition n'avaient encore qu'ébauché leur invagination entodermique, et la cavité de segmentation ne contenait aucun de ces éléments flottants, de ces cellules étoilées que l'on s'accorde à considérer comme représentant le mésoderme des Échinodermes. Je ne puis donc dire quelle est l'origine de ces cellules qui sont déjà formées en partie au moment où Götte prend l'histoire du développement; c'est une lacune à combler. Il y aurait grand intérêt, en raison du désaccord entre Götte et Barrois, à étudier les modifications de la larve libre; mes premières observations ne prennent malheureusement la larve qu'au moment où elle vient de se fixer. Son organisation interne est cependant encore à peu de chose près celle de la larve libre; c'est précisément à ce moment qu'apparaissent les organes internes dont Götte n'a pas indiqué le développement; de sorte que mes recherches portant en partie

sur des stades étudiés par le savant allemand, me permettent d'une part de raccorder l'histoire des stades ultérieurs aux stades déjà connus, et, d'autre part, de choisir, en partie, entre les deux opinions qui ont été émises au sujet des premières phases du développement. J'arrive donc immédiatement à l'étude de la seconde période du développement, celle qui commence à la phase de fixation et se termine à l'épanouissement complet de la larve cystidéenne.

DEUXIÈME PHASE DE DÉVELOPPEMENT : DE LA FIXATION A LA RÉALISATION DE LA LARVE CYSTIDÉENNE.

La plus jeune larve fixée qu'il m'ait été donné d'observer (1) mesurait 21 centièmes de millimètre de longueur sur 13 centièmes de millimètre de largeur. A ce moment, la larve a une forme sensiblement ovoïde; elle est notablement recourbée vers la face ventrale, tronquée à son extrémité supérieure, rétrécie en arrière de manière à former un très court pédoncule. Mais la partie ainsi rétrécie ne correspond pas au pédoncule réel, qui compte déjà environ 9 anneaux calcaires et occupe au moins la moitié de la longueur de la larve. Le diamètre de ces anneaux n'excède pas le tiers du diamètre du pédoncule ; ils sont développés autour du prolongement pédonculaire de la poche péritonéale inférieure, que Götte considère comme dérivée de la poche péritonale droite.

Les coupes représentées figures 1 et 2 sont la deuxième et la troisième de quatre coupes parallèles pratiquées dans cette larve de la région dorsale à la région ventrale, parallèlement à un plan incliné de gauche à droite et de la région dorsale à la région ventrale. La première coupe a enlevé la presque totalité de l'épaisseur du pédoncule; malgré l'opacité qui résulte de l'accumulation des cellules granuleuses constituant le mésoderme, on aperçoit encore dans cette coupe la place des anneaux calcaires, l'axe péritonéal du pédoncule qui passe dans le calice du côté gauche, le sac digestif

(1) Pl. I, fig. 1 et 2.

de forme sphérique et l'indication de la poche aquifère, qui a déjà pris la forme annulaire. La signification des détails que cette coupe montre par transparence se précise dans la coupe suivante (*fig.* 1).

La partie supérieure est creusée d'une cavité sensiblement sphérique, dont les parois, très épaisses, sont formées d'une substance hyaline d'apparence homogène (*m*), se colorant fort peu par les réactifs, et dans laquelle sont disséminées de nombreuses cellules que l'éosine colore en rose vif; entre ces cellules de forme irrégulière, sont disséminées des granulations également colorées par l'éosine. A mesure que l'on se rapproche du pédoncule, les cellules deviennent plus abondantes, arrivent à être absolument contiguës et remplissent la masse du pédoncule au point de la faire paraître parenchymateuse (*p*).

La coupe du sac digestif est représentée par un cercle dont le contour est constitué par une seule couche de cellules légèrement allongées tangentiellement au contour du cercle (*e*). Une masse granuleuse, que l'éosine colore presque aussi complètement que les cellules, occupe presque tout l'espace circonscrit par le cercle. Entre le sac digestif et les parois du corps, sont les poches péritonéales, encore peu éloignées de leur forme primitive. Les feuillets pariétaux des poches inférieure et supérieure sont déjà confondus avec les parois du corps, dans lesquelles on ne peut plus guère distinguer ce qui appartient à l'exoderme et ce qui appartient au mésoderme. Le feuillet viscéral et le feuillet pariétal des deux poches sont séparés par un espace vide, la *cavité générale*, sauf en trois points (*c, c, o*), où ils s'unissent l'un à l'autre. En ces trois points, les feuillets viscéraux des poches péritonéales quittent la paroi du sac digestif, en s'adossant l'un à l'autre, pour aller rejoindre les feuillets pariétaux. De ces trois points, deux sont situés en regard l'un de l'autre, et la ligne qui les unirait serait parallèle à la base de la poche aquifère; elle couperait le sac digestif notablement au-dessous de son pôle supérieur; le troisième point se trouve un peu sur la gauche dans la largeur du pédoncule. Götte affirme qu'aux deux premiers points les poches péritonéales droite et gauche, devenues l'une inférieure l'autre supérieure, s'accolent en se rencontrant, de manière

à former une sorte de cloison mésentérique continue, oblique par rapport au plan de symétrie de la larve, mais sensiblement plane, unissant sur tout son pourtour la paroi externe du sac digestif à la paroi interne de la cavité générale. La troisième cloison que nous trouvons dans nos coupes n'a pas été vue par Götte ; elle est interprétée par Barrois comme résultant de la rencontre en ce point des poches péritonéales droite et gauche qui s'étendraient autour du sac digestif sans changer de position ; mais s'il en était ainsi ces poches devraient se rencontrer tout le long d'un plan méridien, et l'on devrait trouver sur toutes les coupes horizontales deux bandelettes mésentériques opposées, une bandelette semblable devrait également exister sur toutes les coupes verticales ; nous n'avons jamais vu ces bandes que sur les coupes axiales (comparez les figures 3, 4, 5, 10 et 11). — Il est à remarquer, d'autre part, que si l'interprétation de Barrois était exacte, le squelette du calice des Comatules se formerait par moitié autour de chacune des deux poches péritonéales, tandis que chez les autres Échinodermes, sauf les Holothuries, il se forme tout entier autour de la vésicule péritonéale droite. Mais la bandelette, qui paraît avoir donné lieu à l'interprétation de Barrois, peut en recevoir une autre ; nous verrons que d'autres préparations permettent de lever toute indécision et d'établir que cette bandelette, qui se trouve en face du pédoncule, appartient tout entière au feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure. Malgré la dénégation de Barrois, il paraît résulter de toutes nos préparations que cette poche péritonéale pénètre bien réellement dans le pédoncule, comme le dit Götte, pour y former un cordon vertical que nous appellerons désormais, en raison de son origine, l'*axe péritonéal* du pédoncule. Mais ce n'est pas seulement le feuillet pariétal, ce sont les deux feuillets, pariétal et viscéral, qui forment cet axe, et la bandelette litigieuse représente la part contributive du feuillet viscéral. Entre le point *o*, situé vis-à-vis du pédoncule, où la poche péritonéale inférieure se réfléchit vers la périphérie, et le point *c*, où elle rencontre au côté ventral la poche péritonéale supérieure, on remarque que son feuillet viscéral est notablement épaissi et formé de deux couches de cellules (*fig.* 1, *g*). Les connexions de cet épaississement

indiquent que c'est là le premier rudiment de l'*organe dorsal,* que nous allons retrouver dans tous les stades suivants. Comme cet organe est toujours continu avec l'axe du pédoncule, qui, suivant Götte, serait exclusivement formé par le feuillet pariétal de la poche péritonéale inférieure, il semblerait devoir, lui aussi, se constituer aux dépens de ce feuillet; mais nous venons de dire qu'il faut modifier quelque peu la description de Götte. Cet *organe dorsal* n'est autre chose, comme on le verra plus tard, que le premier rudiment de l'*appareil génital;* nous lui donnerons dès à présent le nom de *stolon génital,* par lequel nous le désignerons dans la suite de ce travail, nom qu'il doit, du reste, définitivement porter, si nous avons eu le bonheur de conduire comme nous l'espérons un travail dans lequel nous avons soigneusement cherché à nous mettre à l'abri de toute cause d'erreur, comme de toute prévention. Comme on retrouve cet organe avec ses connexions caractéristiques dans les stades ultérieurs, alors même qu'il resterait quelque doute sur le mode de formation des poches péritonéales, il n'en est pas moins certain que le *stolon génital est d'origine entodermique,* qu'il apparaît à une époque très voisine de l'époque de fixation de la larve et comme une dépendance de la poche péritonéale inférieure.

La poche péritonéale supérieure, quelle que soit son origine (1) remonte sans modification jusque sous la voûte du calice, où elle s'unit à l'amas cellulaire qui attache le sac digestif à cette voûte. Les cellules constituant cette masse ne se distinguent par aucun caractère des cellules mésodermiques. Autour de la masse qu'elles constituent se montre le rudiment de l'appareil aquifère *et,* sous forme d'un anneau circulaire dont la base, formée de cellules minces, se confond avec le feuillet viscéral de la poche péritonéale supérieure, qui la quitte seulement pour aller

(1) Cette poche péritonéale paraît être considérée par M. Barrois comme une simple invagination de l'exoderme; nous n'avons pas eu entre les mains de larve assez jeune pour vérifier ce point et prendre parti pour le moment dans le différend qui s'élève entre Götte et M. Barrois. Notre mémoire était du reste depuis plusieurs mois à l'imprimerie quand a paru la note de M. Barrois dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences.

rejoindre le feuillet pariétal; quant à la paroi supérieure de l'anneau aquifère, elle présente cinq ondulations bien marquées, qui ne sont autre chose que la première indication de cinq groupes de tentacules buccaux primitifs. Les cellules dont se compose cette paroi sont grandes, cylindriques, près de trois fois aussi hautes que larges et trop granuleuses pour qu'on puisse distinguer nettement leur noyau; elles tranchent par leurs dimensions parmi toutes les autres cellules de la larve. Il ne paraît exister encore aucune communication avec l'extérieur de cette poche aquifère, qui est revêtue dans toute son étendue par le feuillet de la poche péritonéale supérieure, qu'elle refoule devant elle en grandissant.

Les figures 3 à 5 représentent un état un peut plus avancé que celui que nous venons de décrire. La structure histologique des diverses parties est demeurée sensiblement la même; les parois du corps, la totalité des parois du pédoncule, sont formées de cellules mésodermiques, pressées contre les autres et encore presque sphériques; la paroi du sac digestif et son contenu n'ont pas changé de structure. Toutefois, la forme du corps s'est un peu modifiée; le pédoncule s'est allongé, la courbure ventrale s'est prononcée davantage; les parois des poches péritonéales se sont amincies, les sinuosités de la paroi supérieure de la poche aquifère se sont accusées au point de constituer de véritables lobes; le sac aquifère a alors l'aspect d'un canal dont les parois supérieures se soulèvent en cinq tentacules gros, courts, contigus à leur base et divisés eux-mêmes en trois lobes secondaires (*fig.* 3, *t*) dont le médian est plus long que les autres. Les quinze tentacules buccaux primitifs sont donc déjà formés; on sait que cinq d'entre eux seront emportés par les bras en voie de formation, constituant ainsi cinq tentacules impairs qui sont longtemps visibles à l'angle de bifurcation du bras. Mais, ce qui est beaucoup plus important, un cordon cellulaire plein (h_1) unit maintenant, du côté de la courbure ventrale, le sac aquifère à l'exoderme, qui est légèrement creusé en fossette au point où ce dernier aboutit. Il est impossible de méconnaître dans ce cordon la première ébauche d'un canal qui, dans les phases suivantes, fera communiquer directement le sac aquifère avec l'extérieur et que nous appellerons le *pre-*

mier tube hydrophore. C'est ce tube que Ludwig compare au canal du sable ou *Steincanal* des autres Échinodermes, et notamment des Holothuries, et qu'il décrit à tort comme s'ouvrant dans la cavité générale.

Ce tube a complètement échappé à Götte, dont les recherches ont cependant porté sur des phases du développement de la Comatule correspondant à celle dont nous nous occupons en ce moment.

La figure 4 contient presque dans sa totalité le prolongement de la poche péritonéale inférieure qui occupe l'axe du pédoncule; elle permet d'étudier les rapports exacts de ce prolongement avec les deux feuillets de la poche d'où il provient et le rapport des deux poches péritonéales entre elles. On retrouve d'abord, dans le haut de cette figure, les deux cloisons opposées, presque parallèles au plan de la base de la poche aquifère, que nous avons signalées dans la phase précédente; il est manifeste ici que ces deux cloisons sont les coupes de la cloison annulaire décrite par Götte comme résultant de l'adossement des deux poches péritonéales gauche et droite, qui seraient devenues, suivant lui, l'une supérieure, l'autre inférieure. La bandelette verticale *o*, qui unit, dans les coupes relatives à la phase précédente, le pôle inférieur de la section du sac digestif à la surface terminale du pédoncule ne se trouvant absolument que dans les coupes médianes, nullement dans celles qui suivent ou précèdent, nous avons déjà été amené à penser que cette bandelette appartient tout entière à une seule et même poche péritonéale; elle ne peut dès lors résulter que de ce que le feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure, partout ailleurs distant de la paroi interne du corps (*fig.* 1 et 9, *di*), s'engage dans le pédoncule tout aussi bien que le feuillet pariétal de cette poche. Effectivement, cette bandelette existe encore dans la phase que nous étudions, et l'on voit de plus le feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure pénétrer dans l'infundibulum formé par le feuillet pariétal à son entrée dans le pédoncule, et produire en même temps une inflexion du sac digestif auquel il est étroitement uni. Cette inflexion se retrouve dans la phase précédente aussi bien que dans celle-ci, comme si le sac digestif lui-même était légèrement refoulé dans l'infundibulum que forme à son

tour, en se détachant de lui, le feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure (1). En raison de la très faible dimension du canal pédonculaire, il est impossible de suivre nettement le prolongement du feuillet viscéral à l'intérieur du feuillet pariétal et de dire où il s'arrête ; on l'aperçoit très bien cependant à la naissance du pédoncule. Götte représente le feuillet pariétal comme pénétrant seul dans le pédoncule ; je ne voudrais pas mettre en doute l'exactitude de sa figure ; il est bien possible, en effet, que la pénétration des deux feuillets dans le pédoncule ne se fasse pas simultanément et qu'il y ait un âge où cet organe ne contient qu'un prolongement du feuillet pariétal ; mais le feuillet viscéral intervient certainement ensuite à son tour. S'il est difficile, comme nous le disions tout à l'heure, de suivre partout dans l'axe du pédoncule le prolongement qu'il y envoie, il n'en est pas moins évident à l'origine : il est impossible d'expliquer autrement que par sa présence les détails que présentent les préparations que j'ai sous les yeux (*fig.* 4, 8, 11, 12 et 13), et qui diffèrent de ce que Götte a représenté. Il est à noter, d'ailleurs, que, dans ses recherches, l'éminent embryogéniste ne paraît pas plus avoir rencontré le rudiment du stolon génital que le rudiment du premier tube hydrophore Je ne saurais comprendre actuellement, d'autre part, ce qui a conduit Barrois à nier que le pédoncule contienne un prolongement péritonéal.

La cavité péritonéale supérieure est maintenant complètement séparée en deux cavités superposées par le développement de l'anneau aquifère et des tentacules qu'il supporte ; la portion de cette cavité située au-dessous de l'anneau aquifère ou *cavité périœsophagienne* est très apparente (2), et dans la portion située au-dessus, ou *cavité vestibulaire*, on n'aperçoit plus que du côté du dôme du calice les traces de la colonne cellulaire qui unissait d'abord la paroi tégumentaire exodermique avec le sac péritonéal ; au contraire, du côté du sac péritonéal on voit à sa place, dans l'espace circonscrit par les tentacules, un infundibulum qui conduit jusqu'au voisinage

(1) Pl. I, fig. 2, *o*, et 4, *di*.
(2) Pl. I, fig. 3, 6, 7, 9, 10, 11 et 13, v_1.

du sac digestif (1) ; mais cet infundibulum demeure clos; le sac digestif de même; il n'y a, à exactement parler, ni œsophage, ni rectum, ni bouche, ni anus. Les deux feuillets de la poche péritonéale (résultant d'une invagination exodermique, suivant Barrois) qui tapissaient le vestibule ont subi un sort très différent. De ces deux feuillets, l'un, le feuillet pariétal, tapisse la voûte de la cavité vestibulaire; l'autre, le feuillet viscéral, tapisse son plancher et se trouve, par conséquent, exactement appliqué sur les lobes trifurqués de l'anneau aquifère qui devront former les cinq triades de tentacules buccaux. Le feuillet pariétal s'amincit beaucoup et se confond bientôt avec la paroi de la voûte du vestibule, qui, malgré sa simplicité apparente, se trouve maintenant constituée d'un mince feuillet d'exoderme, d'un épais feuillet de mésoderme et d'un mince feuillet péritonéal ou tout au moins pseudo-péritonéal. Le feuillet viscéral s'épaissit au contraire beaucoup et enveloppe les cinq triples lobes de l'anneau aquifère d'une volumineuse couche épithéliale.

Au début, cette couche ne se replie pas autour de chacun des rudiments de tentacules; elle les enveloppe trois par trois (*fig.* 3, *tp*), de telle sorte que ses inflexions correspondent aux inflexions primitives de l'anneau aquifère, qui ne se divise que plus tard pour fournir les triades de tentacules. Les choses se passent donc pour les tentacules buccaux comme pour ceux des bras et des pinnules, qui sont toujours associés trois par trois. Il est vrai que cette similitude primitive est ensuite troublée par le transfert à l'angle des bras de l'un des tentacules de chaque triade et par l'apparition de cinq paires de tentacules entre les tentacules restants, ce qui porte à vingt le nombre des tentacules buccaux définitifs, désormais groupés quatre par quatre. Comme la voûte vestibulaire est destinée à se rompre, les tentacules arrivent à être directement en rapport avec le milieu extérieur; la couche épithéliale qui les recouvre devient alors leur épiderme, *et cet épiderme se trouve avoir, de la sorte,* suivant Götte,

(1) Pl. I, fig. 5, *b*.

une origine entodermique. Ce résultat a fort étonné Götte lui-même, qui ne s'est rendu, dit-il, qu'à la dernière évidence. Il est d'autant plus singulier, en effet, qu'on doit considérer ce même épithélium comme l'origine de l'épithélium cilié de la gouttière ambulacraire et d'une partie tout au moins de l'épiderme de la face ventrale de la Comatule adulte; il faut dès lors admettre qu'une couche entodermique s'étend extérieurement depuis la bouche de l'animal jusqu'à l'extrémité des bras et des pinnules, recouvrant même les tentacules et formant l'épiderme de presque toute la face ventrale. Sans doute, les matières alimentaires n'arrivant à la bouche que grâce au mouvement des cils vibratiles de la gouttière ambulacraire, cette gouttière tout au moins peut être rattachée à l'appareil digestif, mais cette remarque ne fait que diminuer, sans la faire disparaître, l'étrangeté de cette conclusion, qu'une dépendance du sac digestif primitif d'un embryon puisse devenir le revêtement externe d'une partie du corps de l'animal adulte. Aussi me suis-je demandé, à mon tour,s'il n'y avait pas là une illusion et si le revêtement épithélial des tentacules n'était pas formé par la plaque orale dont le mode de formation et de disparition est encore demeuré obscur. C'est l'opinion à laquelle s'est arrêté Barrois ; elle est exclusive du rôle que Götte fait jouer à la poche péritonéale gauche. Si cette poche tapissait, en effet, la cavité vestibulaire dans laquelle pénétrerait ensuite une invagination constituant la plaque orale, le revêtement des tentacules devrait être double. Entre les cellules épithéliales et la couche interne, qui provient directement de la poche aquifère, il devrait y avoir une couche ayant pour origine le feuillet viscéral de la poche péritonéale supérieure. Je n'ai jamais vu cette troisième couche. D'ailleurs, sur l'une de mes préparations, l'épithélium des tentacules paraît bien formé déjà, alors que la plaque orale persiste encore tout entière. Je penche donc à croire, en attendant la possibilité de reprendre ces recherches, à l'exactitude de l'interprétation de Götte.

Durant les phases qui suivent, les modifications portent à la fois sur la forme générale du corps, sur celle des organes dont le nombre et les rapports demeurent constants jusqu'à la phase suivante, et enfin sur les

éléments anatomiques eux-mêmes. Le pédoncule continue à s'allonger jusqu'à acquérir une longueur double de celle du calice, puis une longueur beaucoup plus grande ; en même temps il se rétrécit proportionnellement, d'abord parce que le calice se développe plus rapidement en largeur tandis qu'il se développe en longueur ; plus tard parce que, malgré le développement de l'axe calcaire, ses dimensions transversales diminuent réellement un peu. Le contraste entre le calice et le pédoncule va ainsi en s'accusant de plus en plus, à mesure que la jeune larve grandit. Le calice demeure toujours fermé ; mais la cavité vestibulaire s'agrandit considérablement et les tentacules qu'elle renferme s'allongent de manière à prendre la forme de cylindres légèrement courbés vers l'axe de la cavité et arrondis à leur extrémité libre. A l'âge où la longueur du pédoncule dépasse déjà le double de la longueur du calice (*fig.* 11 et 12), ils ne présentent encore aucune trace de papilles.

La forme du sac digestif s'est à son tour notablement modifiée. Pendant que le calice s'élargit transversalement, les tentacules dont le diamètre n'augmente que lentement demeurent appliqués contre la paroi interne de la cavité vestibulaire ; il en résulte que le cercle qu'ils circonscrivent s'agrandit peu à peu de manière à former une sorte de plancher presque horizontal (1), qui plus tard fera partie de l'œsophage. La bouche n'est pas au centre de ce plancher ; elle se creuse sur le côté presque au pied des tentacules et ne s'étend même pas jusqu'au centre du plancher sur lequel elle se trouve. Il en résulte que la cavité péribuccale présente la forme d'un croissant dont la hauteur augmente graduellement depuis l'œsophage jusqu'à la paroi du corps, et dont les deux branches se réunissent à l'extrémité du diamètre qui passe par le centre du plancher buccal et par le centre de la bouche. En ce point, l'espace compris entre la paroi du sac intestinal et la paroi du corps est très rétréci, et la cloison qui sépare la cavité péribuccale de la cavité viscérale inférieure, peu étendue ; c'est de là que part, pour aller s'attacher au fond du calice, là où commence

(1) Planche I, fig. 3, 9, 11 et 12.

l'axe péritonéal du pédoncule, le repli ou bourrelet cellulaire du feuillet interne de la poche péritonéale inférieure, premier rudiment du stolon génital. Par suite des progrès de la croissance, ce bourrelet plus résistant en raison de son épaisseur arrive peu à peu à être tendu presque en ligne droite entre ses deux points d'attache ; il forme ainsi une sorte de corde qui refoule devant elle la paroi du sac digestif et force celui-ci à se courber en arc de cercle à sa droite et à sa gauche et à se diviser ainsi en deux culs-de-sac latéraux (1). On peut voir dans cette disposition initiale l'une des conditions qui contribuent à déterminer l'enroulement en spirale de l'intestin.

En effet, le calice continuant à se développer en largeur, le stolon génital demeure uni par son extrémité inférieure à l'axe du pédoncule, par son extrémité supérieure à la paroi de l'œsophage ; il tend donc à quitter la paroi latérale qu'il occupait d'abord, pour se rapprocher de plus en plus de l'axe vertical du calice. Sa distance aux parois du corps augmente peu à peu et laisse un espace vide dans lequel devront s'engager, l'un enveloppant l'autre, les deux culs-de-sac intestinaux dont la croissance s'effectue nécessairement en sens inverse. Lorsque le rectum se sera formé, il reliera l'un de ces culs-de-sac à la paroi du corps, l'autre demeurant plutôt en rapport avec l'œsophage ; ce dernier tendra, par conséquent, à prendre une position axiale, tandis que l'autre, devenant par suite périphérique, tend à se développer autour de lui et finit par l'entourer presque entièrement (*pl.* II, *fig.* 15).

Tant que le dôme du calice demeure fermé, la bouche ne s'ouvre que dans la cavité vestibulaire ; elle ne fournit de communication qu'entre cette cavité et le tube digestif ; elle est donc inutile au point de vue des échanges avec le milieu extérieur. Ces échanges n'attendent cependant pas pour s'établir que le dôme du calice se rompe ; en effet, le cordon cellulaire, qui unissait le sac aquifère avec la paroi du corps, devient très vite un tube s'ouvrant à l'extérieur (*pl.* I, *fig.* 9, h_1) ; il peut conduire l'eau de mer dans

(1) Planche I, fig. 8, 11, 12 et 13, *g*.

l'anneau aquifère et dans les tentacules en voie de développement, bien avant que la bouche ne s'ouvre, justifiant ainsi le nom de *premier tube hydrophore* sous lequel nous l'avons déjà désigné. Il n'y a guère que la Comatule parmi les Échinodermes chez qui l'entrée en activité de l'appareil aquifère devance aussi notablement l'entrée en activité de l'appareil digestif. L'eau de mer paraît ainsi plus utile à la larve que les aliments. Mais il faut se rappeler que c'est justement l'eau de mer qui, chez les Comatules adultes, est chargée d'apporter à l'animal les aliments dont il se nourrit, et l'on peut se demander si cette eau n'arrive pas dans l'appareil aquifère chargée de matières nutritives qui contribuent à l'accroissement des parties qui en dépendent. Cela ne paraîtra pas impossible si l'on considère que les éléments anatomiques des Échinodermes jouissent longtemps vis-à-vis les uns des autres d'une remarquable indépendance, et que ceux dont est formée la paroi du sac digestif trouvent à leur disposition une masse vitelline dont sont éloignés les éléments dépendant de l'appareil aquifère. Dans ce cas, l'eau de mer contribuerait à l'accroissement rapide des tentacules qui finit par déterminer l'ouverture du dôme de la cavité vestibulaire et la communication de la bouche avec l'extérieur.

La structure histologique des divers organes est maintenant assez modifiée pour mériter de nous arrêter. Le dôme du calice et ses parois jusqu'au voisinage de la base sont d'une épaisseur à peu près uniforme de 40 millièmes de millimètre. Elles sont limitées extérieurement par une mince cuticule, intérieurement par le feuillet pariétal des poches péritonéales. Ce feuillet est très aminci et parsemé de nombreux noyaux de forme ovale. Entre ces deux revêtements, dans une substance hyaline très légèrement colorée en rose par l'éosine, on retrouve encore de nombreux corpuscules arrondis pourvus d'un petit noyau et mesurant 8 millièmes de millimètre. Mais un assez grand nombre d'autres corpuscules sont devenus fusiformes et se prolongent à leurs deux extrémités en filaments délicats que l'on peut suivre à une assez grande distance de leur lieu d'origine; quelques-uns présentent même plusieurs prolongements sem-

blables. Un petit nombre de ces éléments sont orientés d'une façon quelconque; cependant, sur la voûte du calice, la plupart sont normaux à la surface du dôme, presque verticaux, par conséquent; cette même orientation se retrouve sur les éléments des parois latérales du calice, qui se trouvent dès lors parallèles à ces parois, mais sont cependant entremêlés d'éléments perpendiculaires (*pl.* I, *fig.* 9, 11 et 12). Tous ces éléments paraissent devoir être considérés comme des éléments conjonctifs.

A partir du moment où le calice commence à se rétrécir pour passer dans le pédoncule, on voit peu à peu s'accuser une couche périphérique plus claire qui arrive à atteindre 15 millièmes de millimètre d'épaisseur, et qu'on peut appeler la *couche corticale*. Cette couche ne contient pas d'éléments proprement dits, mais elle est traversée horizontalement par les prolongements souvent ramifiés des éléments allongés contenus dans la couche sous-jacente, dont ils occupent la partie périphérique. Le tissu, qui remplit toute la cavité du pédoncule entre cette couche corticale et l'axe péritonéal, se laisse encore diviser en deux couches nouvelles: l'une externe enveloppante, l'autre interne enveloppée, et qui passent, du reste, graduellement l'une à l'autre. La couche externe se fait remarquer par l'abondance des éléments nucléaires arrondis qu'elle contient; la couche interne est, au contraire, presque entièrement composée de gros éléments allongés dans le sens longitudinal et dont chaque extrémité se prolonge en une fibre. Comme les éléments arrondis remplissent d'abord exclusivement toute la cavité du pédoncule, on est amené à conclure qu'ils se transforment peu à peu en éléments allongés à prolongements fibreux; on doit donc les considérer comme des éléments jeunes, non encore différenciés. Il suit de là que dans le pédoncule la différenciation des éléments se poursuit du centre à la circonférence jusqu'à la couche corticale. Au-dessous de cette couche corticale, il existe une sorte de zone génératrice, composée d'éléments non différenciés dont la multiplication détermine l'accroissement en largeur et en longueur du pédoncule. Dans la couche interne déjà en partie différenciée, les éléments nucléaires ne sont pas disposés d'une façon quelconque; ils forment des bandes horizontales

parallèles, entre lesquelles sont étendus les prolongements fibreux qui les terminent et qui passent d'une bande à l'autre. Ces bandes alternent évidemment avec les parties les plus denses des anneaux calcaires qui soutiennent le pédoncule (*pl.* I, *fig.* 11 et 12).

On peut dès maintenant se demander quel nom il convient d'attribuer à ces corpuscules que nous retrouverons désormais à divers états de différenciation dans toutes les parties du squelette calcaire des Comatules, remplissant toutes les mailles de ce squelette et non encroûtés eux-mêmes de calcaire, comme le supposait W. B. Carpenter. Sont-ce des *cellules* ou de simples *noyaux?* En raison de la petitesse des parties dont il s'agit, cette question est plus embarrassante qu'elle ne le paraît au premier abord ; le mode d'évolution de ces corpuscules permet cependant de s'arrêter à une solution positive. Effectivement, ils procèdent des éléments arrondis qui remplissaient d'abord toute la cavité générale et qui sont eux-mêmes les représentants des éléments mésodermiques qui demeurent assez longtemps libres chez les autres Échinodermes. Ces éléments sont, évidemment, au point de vue de l'individualité morphologique des *plastides* ou des *cellules;* on doit donc conserver cette qualité à leurs dérivés immédiats. Tels que nous les observons à l'âge des Comatules qui nous occupe, ils sont formés d'une substance homogène que l'éosine colore en rose vif ainsi que ses prolongements, et au sein de laquelle on aperçoit un très petit noyau. Mais déjà la substance de ces éléments a subi une sorte de dédoublement; elle présente une zone périphérique hyaline qui se développe de plus en plus, et qui finit par constituer une portion très importante des tissus des Comatules adultes. Or, cette substance ne saurait être simplement considérée comme une substance interstitielle, car elle forme à elle seule ce qu'on est convenu d'appeler les muscles et les ligaments; c'est donc une substance vraiment active puisqu'elle peut devenir la substance contractile, et il semble dès lors que les éléments facilement colorables qu'elle contient ne jouent, par rapport à elle, que le rôle de noyaux; c'est pourquoi nous les avons désignés quelquefois, pour les distinguer des éléments isolés, sous le nom *d'élé-*

ments nucléaires, qu'il nous arrivera de leur donner encore par la suite.

L'épaisseur de l'épithélium des tentacules diminue à mesure qu'ils s'allongent par suite du raccourcissement des cellules qui le composent et qui continuent à ne former qu'une simple couche. Ces cellules, qui ont l'aspect ordinaire des cellules épithéliales, sont un peu plus longues que larges et mesurent 10 millièmes de millimètre. Au-dessous d'elles vient immédiatement la partie du tentacule directement issue de l'anneau aquifère, et qui est constituée par des cellules arrondies plus petites. Malgré leur mode de formation, les tentacules sont d'abord pleins, et leur lumière se développe peu à peu de la base au sommet. Entre l'épithélium et la masse cellulaire interne, il n'existe aucune trace des fibres longitudinales qui sont ensuite si apparentes dans les tentacules libres.

La figure 9 montre le premier tube hydrophore h_1 déjà nettement consitué, présentant une lumière très distincte et partant de l'anneau ambulacraire pour se diriger vers la paroi du corps en se recourbant en forme d'U. Il traverse cette paroi et s'ouvre enfin au dehors par un orifice en forme d'entonnoir. Cet entonnoir s_1, dont l'axe est horizontal, se distingue du reste du tube par sa forme, le diamètre de sa cavité, qui s'agrandit à mesure que l'on se rapproche de son orifice interne, enfin par la plus grande épaisseur de ses parois. La coupe de ces parois comprend de chaque côté cinq cellules piriformes pourvues d'un noyau ovale et dont la longueur forme à elle seule toute l'épaisseur de la paroi. L'extrémité amincie des cellules est dirigée en dedans. Les cellules qui forment la paroi du tube hydrophore sont plus petites, arrondies, et les parois de ce tube présentent le même aspect sur toute sa longueur, aussi bien dans leur partie libre que dans leur partie engagée dans les téguments. Il ne peut y avoir ici aucun doute sur le fait que le tube hydrophore établit une communication *directe* entre l'extérieur et l'anneau aquifère. Le tube hydrophore, d'ailleurs encore assez court, s'étend sans interruption de l'entonnoir vibratile jusqu'à l'anneau ambulacraire. Au-dessous de lui, la cloison qui sépare la cavité périœsophagienne de la cavité viscérale inférieure se montre en g très épaissie dans la préparation que nous avons

représentée ; on verra un peu plus tard quelle est la raison de cet épaississement, et quelle importance il faut lui attribuer.

C'est seulement à un âge plus avancé de la larve, quand le calice est déjà ouvert, que Ludwig a aperçu le premier tube hydrophore. Il a bien vu que ce tube était situé en face d'un orifice qu'il considère comme le premier des entonnoirs vibratiles qui seront plus tard si nombreux sur le tégument ventral ; mais il affirme qu'il n'y a pas continuité entre l'entonnoir et le tube. L'entonnoir conduirait l'eau dans la cavité générale, le tube puiserait l'eau dans cette cavité pour la conduire dans l'anneau aquifère et les tentacules ; il serait lui-même contenu dans une poche particulière, à l'intérieur de laquelle s'ouvrirait l'entonnoir. Herbert Carpenter, sans apporter cependant d'observations personnelles, soutient avec énergie la description de Ludwig, en arguant seulement du soin avec lequel paraît avoir été faite la figure publiée par ce savant. J'ai cru devoir, dans ces conditions, multiplier les figures, et montrer le tube hydrophore s'ouvrant directement à l'extérieur, à un âge de la Comatule où il n'a encore été représenté par personne, et sous les différents aspects qu'il présente dans des coupes longitudinales diversement orientées. Sa continuité s'affirme partout avec la même évidence (Voir les figures 4, 8, 9, 10 et 16 des planches I et II en h_1 et s_1). Quelle que soit la puissance de l'hérédité qui règle la marche des phénomènes embryogéniques, il serait d'ailleurs bien étrange, on l'avouera, que le premier pavillon vibratile vienne toujours se former exactement en face du premier tube hydrophore, sans jamais se tromper. Quelle force peut ainsi mettre en étroite corrélation deux organes dont l'un perfore les parois du corps, tandis que l'autre, partant du pourtour de l'œsophage, se porte à sa rencontre ? A mesure que l'on avance dans l'étude des phénomènes embryogéniques, ces attractions mystérieuses entre organes qui se forment dans des régions indépendantes du corps deviennent de plus en plus rares, et cela seul aurait dû suffire pour faire paraître improbable la disposition décrite par Ludwig, en présence de l'énoncé d'un fait qui s'explique de lui-même. Au point de vue physiologique, cette disposition n'est pas moins étrange. On remarquera,

en effet, qu'en raison du mode de cloisonnement particulier de la cavité générale du corps, l'entonnoir vibratile ne saurait conduire l'eau dans cette cavité, mais seulement dans sa partie la plus restreinte, dans la cavité péri œsophagienne. De plus, suivant Ludwig, le tube hydrophore ne serait même pas libre dans cette cavité, il serait contenu dans une poche; ce serait donc pour conduire l'eau dans cette poche que se formerait le premier entonnoir vibratile. L'eau ne pouvant aller de cette poche que dans le tube hydrophore, cela revient à dire que l'eau introduite par l'entonnoir vibratile ne peut aller que dans le tube hydrophore. Il serait bien singulier qu'un procédé aussi détourné ait été employé pour réaliser un résultat aussi simple. D'ailleurs, je ne trouve à la place de la poche indiquée par Ludwig que la partie épaissie de la cloison que j'ai signalée plus haut.

Je n'aurais pas insisté sur ces différents points, et je me serais borné à opposer mes figures et mes descriptions à celles de Ludwig si ces résultats n'avaient pas été critiqués avec une certaine vivacité, sans aucune vérification préalable, sur leur simple annonce (1), et s'ils n'avaient pas pour la suite de ce travail une importance plus grande qu'il ne peut actuellement paraître. On verra plus loin, en effet, que ce fait de la communication directe non seulement du premier, mais des cinq premiers tubes hydrophores avec l'extérieur, est la clef du développement du prétendu

(1) Presque aussitôt après leur publication, les critiques un peu trop empressées que m'a adressé mon savant collègue d'Eton, M. Herbert Carpenter, ont été traduites, condensées et publiées en première page par M. Lucien Joliet (sous la signature L. J.) dans les *Notes et Revue* des *Archives de Zoologie expérimentale*. M. Joliet habite Paris, il a la responsabilité d'un enseignement à la Sorbonne; il paraîtra étrange qu'avant de rééditer des attaques venues de l'étranger, un maître de conférences de Zoologie de la Faculté des Sciences de Paris n'ait pas poussé le souci de la vérité et de ses élèves jusqu'à venir au Jardin des Plantes prendre connaissance, comme l'a fait M. Carl Vogt, de Genève, de préparations et de dessins qui ont été communiqués à un grand nombre de savants, et qui l'auraient édifié. J'ai fait, avant la publication des notes de M. Joliet, de nombreuses démarches pour obtenir de l'éminent directeur des *Archives de Zoologie expérimentale* qu'il voulût bien examiner mon travail; j'ai le regret de dire qu'elles sont demeurées sans résultat. Dans ces circonstances, qu'aggravaient encore d'autres coïncidences fâcheuses, le respect de la loyauté scientifique de notre commun maître commandait à M. Joliet plus de réserve. On n'expose pas un membre de l'Académie des Sciences, et un homme tel que M. de Lacaze-Duthiers, à paraître faire faire le procès de travaux dont il n'a pas pris connaissance.

appareil vasculaire et des rapports qui s'établissent entre cet appareil et l'appareil aquifère. Or, non seulement ces rapports jouent dans la physiologie de la Comatule un rôle considérable, mais ils obligent à envisager d'un point de vue nouveau la morphologie de ce qu'on est convenu d'appeler jusqu'ici l'appareil circulatoire des Échinodermes.

Il nous reste encore à parler du sac digestif et des rudiments du stolon génital et de l'organe cloisonné.

La paroi du sac digestif n'est formée que d'une seule couche de cellules granuleuses longues de 10 millièmes de millimètre, larges de $0^{M}.008$, dans la région qui avoisine l'œsophage. Extérieurement, la paroi intestinale est immédiatement revêtue par la membrane péritonéale, qui s'en écarte parfois plus ou moins et qu'il est alors facile d'observer. Cette membrane, très mince, résistante, est, nous l'avons dit, parsemée de nombreux noyaux de forme ovale; elle ne change pas d'aspect dans la région où elle s'éloigne de l'intestin pour pénétrer dans l'infundibulum que forme son feuillet externe en s'enfonçant dans le pédoncule.

La préparation représentée figure 8 contient le stolon génital et une partie de l'axe péritonéal du pédoncule. Elle montre nettement que le feuillet pariétal de la poche péritonéale inférieure ne pénètre pas seul dans le pédoncule. Ce feuillet, très mince maintenant, forme en s'engageant dans le pédoncule un entonnoir assez large, une seconde membrane (*fig. 4, di*) tapisse intérieurement cet entonnoir, mais au lieu de se rabattre comme la première sur les parois internes du corps, elle s'élève verticalement en formant une sorte de cylindre jusqu'au sac digestif, sur lequel elle se réfléchit. Tout le long de la gouttière comprise entre les deux culs-de-sac latéraux du sac digestif se trouve le *bourrelet génital* (*fig.* 8, 11, 12 et 13, *g*). Dans la région amincie de l'axe péritonéal du pédoncule, la cavité de cet axe disparaissant, les deux feuillets qui la circonscrivent s'appliquent exactement l'un sur l'autre; le prolongement inférieur du bourrelet génital semble, dès lors, étroitement enveloppé par le feuillet externe de l'axe. Ce bourrelet génital est simplement formé de deux rangs de cellules arrondies, pourvues d'un très petit noyau; arrivé à la partie supérieure du sac, au niveau de la

cloison qui sépare la cavité viscérale inférieure de la cavité péri-œsophagienne, il se recourbe du côté opposé à celui où se trouve le premier tube hydrophore sans dépasser la cloison que contribue à former le feuillet péritonéal dont il fait partie intégrante, mais en s'appliquant contre elle (*pl.* I, *fig.* 8, *g*). Quand nous aurons dit comment se forment les bras, cette connexion primitive nous expliquera la position qu'occupe dans les bras le stolon génital; nous verrons qu'elle a été purement et simplement conservée.

Il n'existe encore au point où l'axe péritonéal du pédoncule pénètre dans le calice en s'élargissant en entonnoir aucune cloison rayonnante divisant cet entonnoir en chambres. Le tissu mésodermique, ne forme lui-même autour de l'axe aucun épaississement; seulement, contre la paroi externe du feuillet pariétal de l'axe, se trouvent appliqués des éléments fusiformes, présentant un assez gros noyau, un nucléole, et se prolongeant à leurs deux extrémités en fibres longitudinales qui donnent à cette paroi une structure fibreuse et qui se prolongent sur toute la longueur de l'infundibulum jusqu'au calice. Une partie de ces éléments résulte d'une différenciation des éléments de la membrane péritonéale et lui appartiennent en propre; mais ce n'est peut-être pas le cas pour tous, car on en voit s'écarter de l'axe avant qu'il n'ait atteint le calice, de manière que leur fibre terminale supérieure se perde dans le tissu mésodermique, comme si elle en faisait partie intégrante. Au contact de l'axe péritonéal du pédoncule et de l'infundibulum qui le termine, les éléments mésodermiques présentent donc le commencement d'une différenciation nouvelle.

Il devient d'ailleurs maintenant très difficile de dire de quelles parties constituantes de l'axe péritonéal du pédoncule dépendent les parties nouvelles que l'on aperçoit. Le stolon génital proprement dit persiste isolé dans l'axe de l'infundibulum; mais, comme on peut le voir planche I, sur la figure 13, les deux feuillets qui composent l'axe se fusionnent au moins en partie dans l'infundibulum. Les parois de celui-ci cessent d'ailleurs de présenter une structure uniforme, et l'on y distingue des épaississements longitudinaux assez réguliers, formés par des cellules qui deviennent

graduellement moins larges à mesure qu'on s'éloigne du calice (*pl.* I, *fig.* 8, *o*); ces traînées se prolongent sur l'axe péritonéal lui-même; elles courent parallèlement entre elles. Je n'ai pu en compter exactement le nombre sur les coupes longitudinales, forcément incomplètes; il paraît cependant être de cinq. Ces traînées de cellules sont sans aucun doute en rapport avec la formation des chambres de l'organe cloisonné; mais je n'ai pu déterminer si elles représentaient le début des cloisons de cet organe ou si elles continuaient à se développer pour former des masses cellulaires dans l'épaisseur desquelles les chambres se creuseraient.

Organisation de la larve cystidéenne complètement développée. — C'est à peu près à ce moment, avant que les tentacules aient pris tout leur développement, bien qu'ils occupent cependant toute la hauteur de la cavité vestibulaire, qu'une érosion se fait au sommet du dôme de cette cavité, qui se trouve ainsi ouverte; plus tard, les parois restantes de cette cavité se découpent en cinq lobes tronqués au sommet, qui sont les lobes buccaux contenant les *pièces orales*. Quand ces lobes sont constitués et que les tentacules buccaux se sont garnis de leurs papilles, la larve cystidéenne a atteint son état parfait, que nous devons maintenant décrire.

La planche III (*fig.* 19 à 25) représente une série de coupes effectuées dans une de ces larves et disposées dans l'ordre où elles se succèdent.

Les tentacules sont déjà au nombre de vingt-cinq. Les cinq lobes du calice qui contiennent les plaques orales et peuvent, en se rabattant vers l'intérieur, cacher les tentacules et la bouche sont tronqués sur leur bord libre, qui est découpé de manière à présenter huit à dix dents pointues, triangulaires, assez régulièrement disposées, et qui paraissent revêtir des dents correspondantes des plaques orales calcaires. Les tentacules dépassent de beaucoup la longueur de ces lobes; ils sont maintenant pourvus de longues papilles, striées longitudinalement, légèrement capitées et lobées au sommet, et supportant les trois soies tactiles qu'on observe chez les adultes; les plus grands dépassent notablement la longueur du calice, qui est de deux dixièmes de millimètre, sa largeur étant de $0^{m}.24$.

Ils s'ouvrent dans un canal ambulacraire, à large lumière, qui continue à communiquer avec l'extérieur par un tube hydrophore unique (*fig.* 21, *si*, *fig.* 22, *sh*, h_1, *fig.* 23, h_1). C'est précisément l'âge auquel s'appliquent la description et les figures de Ludwig que nous avons critiquées plus haut. Le pédoncule n'a plus guère qu'un quart de la largeur du calice ; il est cinq ou six fois plus long que celui-ci et se termine par un disque arrondi. La bouche, considérablement agrandie, occupe à peu près tout l'espace circonscrit par la base des tentacules (*fig.* 22, *b*) ; elle conduit dans un œsophage en forme de large entonnoir, bien distinct de la partie de l'appareil digestif qui lui fait suite, et qu'on peut déjà diviser en *estomac*, *intestin* et *rectum*.

L'estomac est extérieurement séparé de l'œsophage par une sorte de sillon circulaire assez profond ; mais, en outre, ses parois ont une épaisseur plus grande, et elles sont formées d'éléments histologiques ayant une toute autre apparence. Les dimensions de l'estomac sont considérables ; il remplit une grande partie de la cavité générale. L'œsophage s'enfonce obliquement dans le corps de haut en bas et semble refouler devant lui le sac stomacal, dont il est en quelque sorte coiffé. Du côté opposé à celui où il s'unit à l'œsophage, le sac stomacal se prolonge en un tube horizontal qui court entre l'estomac et la paroi du corps, de manière à décrire un demi-cercle, et vient enfin s'ouvrir au dehors sur l'un des côtés du calice. Ce tube représente à la fois l'intestin et le rectum ; de longs cils vibratiles garnissent l'orifice anal. On peut considérer désormais le *tube digestif* comme décrivant, dans sa totalité, un tour de spire complet (*pl.* II, *fig.* 15 et 16, *pl.* III, *fig.* 19 à 25, *e*, *r*, *a*). Le stolon génital, qui a pris l'apparence d'un organe vertical, fusiforme, occupe l'axe de ce tour de spire.

La forme nouvelle prise par le tube digestif, le développement acquis par le stolon génital, entraînent dans la forme de deux parties de la cavité générale quelques modifications importantes qu'il est nécessaire de préciser pour l'intelligence des rapports de ces diverses parties dans les phases suivantes de développement. L'œsophage s'est surtout constitué par l'enfoncement du plancher péribuccal, qui était d'abord presque horizontal

(*fig.* 3, 5, 11 et 12), et que la bouche perforait excentriquement (*fig.* 9). En s'enfonçant ainsi, ce plancher s'est naturellement placé au-dessous du canal tentaculaire péribuccal, qui était d'abord presque à son niveau; de plus, il a pris graduellement la forme d'un entonnoir, et cette forme est aussi celle qu'a pris peu à peu la cavité périœsophagienne, d'abord en forme de croissant et placée au-dessous de lui. Alors qu'il n'y avait qu'un sac intestinal, cette cavité était limitée inférieurement par un plancher presque horizontal; mais le développement du sac digestif, d'abord en fer à cheval, ensuite en spire autour du stolon génital, a fait apparaître un espace nouveau, d'abord en forme de gouttière, puis presque cylindrique, lorsque l'un des cæcums intestinaux a passé entre la paroi du sac stomacal et celle du corps pour former l'intestin et le rectum; de plus, le stolon génital, primitivement presque appliqué contre le sac digestif, s'en est peu à peu éloigné, à mesure qu'il se caractérisait davantage. Dès lors, le plancher inférieur de la cavité périœsophagienne s'est enfoncé dans l'espace cylindrique ainsi constitué, glissant entre le stolon génital et le sac stomacal, fournissant à celui-ci un nouveau feuillet péritonéal, et donnant à celui-là une enveloppe extérieure (1). Ainsi se trouve constituée cette cavité axiale décrite par tous les auteurs, qui, chez le Comatule adulte, part du fond du calice, remonte en s'élargissant peu à peu jusqu'au pourtour de sa partie supérieure, et là se divise en cinq branches pour passer dans les bras, et former leur cavité ventrale ou sous-tentaculaire. Les parois de cette cavité sont exclusivement formées par la poche péritonéale supérieure, qui constitue à elle seule la cavité désignée par Ludwig sous le nom de *cavité axiale*, tandis que les *cavités interviscérale* et *circumviscérale* qui entourent la cavité axiale sont des dépendances de la poche péritonéale inférieure. A ce moment, d'ailleurs, le sac viscéral faisant défaut, comme dans les stades antérieurs, ces deux dernières cavités n'en font qu'une seule.

En raison du changement de disposition des cavités péritonéales, les

(1) Pl. I, fig. 13; Pl. II, fig. 15; Pl. III, fig. 21, 22 et 23.

cloisons qui séparent ces cavités sont déjà plus difficiles à suivre que dans les stades précédents; mais la difficulté s'accroît encore parce que les cloisons s'amincissent peu à peu; les deux feuillets qui les constituent se confondent entièrement; enfin, la cloison elle-même cesse d'être continue et se divise en trabécules qui forment de minces membranes discontinues occupant une position à peu près constante et unissant les parois du tube digestif aux parois du corps. Les principaux de ces trabécules partent du sillon qui sépare l'œsophage de l'estomac et vont aboutir au plancher inférieur de l'anneau ambulacraire; ils représentent la lame périœsophagienne de la poche péritonéale supérieure; d'autres, moins apparents, vont du pourtour du sac stomacal et de l'intestin aux parois du corps, ils représentent la double cloison qui séparait la cavité péritonéale de la cavité périœsophagienne. Effectivement, les uns glissent sur la surface interne de l'intestin, les autres sur sa surface inférieure, s'unissant ainsi aux deux feuillets de la cloison entre lesquels s'est insinué cet organe (*fig.* 21 et 22, *c*). A ces trabécules, en quelque sorte fondamentaux, résultant de la dissociation de cloisons primitivement continues, viennent s'ajouter des trabécules supplémentaires qui n'ont pas la même importance morphologique et sont d'origine mésodermique. Chacun de ces trabécules est simplement une cellule fusiforme ou à plusieurs prolongements, dont le noyau est parfaitement distinct et dont les prolongements en forme de fibres s'attachent d'une part sur le feuillet pariétal, d'autre part sur le feuillet viscéral d'une même poche péritonéale (*fig.* 19, *v*).

On retrouve au-dessous du tube hydrophore (*fig.* 23, *x*) l'épaississement de la cloison des deux cavités viscérales primitives qui est déjà représenté figure 3. Les deux feuillets de cette cloison sont en ce point demeurés séparés, et entre eux se trouve une sorte de bourgeon cellulaire irrégulièrement ovoïde, qui s'implante par une de ses extrémités sur la paroi du corps, l'autre extrémité demeurant libre. Tout le long de la ligne suivant laquelle la cloison des deux cavités péritonéales s'insère sur l'intestin, la membrane qui revêt extérieurement celui-ci se soulève de manière à former une sorte de canal qui apparaît, sur les coupes,

comme une petite boucle (1). Cette apparence se retrouve dans des phases plus avancées de développement, et d'une manière constante, sans qu'on puisse l'attribuer à un décollement produit pendant les manipulations par le rétrécissement de la cloison, puisque cette cloison demeure lâche ; il faut donc lui donner une autre signification. Nous verrons, en effet, plus tard, que cette disposition, en apparence peu importante, n'est pas sans jouer son rôle dans le développement du remarquable appareil d'irrigation que l'on décrit habituellement comme l'appareil vasculaire des Comatules.

Histologie de la larve cystidéenne complètement développée. — § 1. *Parois du calice et lobes buccaux.* — Quand la larve cystidéenne dont nous venons de décrire l'organisation a atteint son complet développement, les éléments histologiques qui composent ses divers organes sont à peu près complètement différenciés. Sur des coupes verticales de la larve, les lobes buccaux et les parois du calices sont limités en dehors et en dedans par une mince membrane. L'espace large de 25 millièmes de millimètre compris entre ces membranes contient un très grand nombre de corpuscules fusiformes ou multipolaires très irrégulièrement disposés et dont les prolongements en forme de fibres viennent s'insérer soit sur les deux membranes qui sont ainsi reliées par ces corpuscules, soit sur l'une des membranes et sur quelque autre corpuscule. Ces corpuscules sont particulièrement nombreux à égale distance des deux lames pariétales des lobes buccaux ; ils forment là une sorte de membrane incomplète (*fig.* 22 et 23), et servent de second point d'insertion aux prolongements de la plupart des corpuscules compris entre eux et les membranes pariétales. On peut considérer ces éléments comme des corpuscules conjonctifs ; mais il est bien difficile, d'autre part, de les distinguer des cellules musculaires étoilées qu'on rencontre en si grand nombre dans les tissus des animaux inférieurs. Nous verrons d'ailleurs, lorsque nous aurons à décrire les muscles et les ligaments des bras, que, chez les Comatules, la clas-

(1) Pl. III, fig. 21 et 22 *i*.

sification des éléments anatomiques, telle qu'on la présente pour les animaux supérieurs, est loin de se laisser aisément appliquer.

Il existe d'ailleurs chez la jeune larve cystidéenne des éléments que leur disposition ne permet pas de considérer comme autre chose que des éléments musculaires, ou mieux des *éléments contractiles*, et qui ne diffèrent que par des détails tout à fait secondaires des éléments que nous venons de décrire. Ils sont appliqués sur la paroi externe des lobes buccaux, où on les trouve depuis le niveau du bord supérieur du canal tentaculaire jusque vers le milieu de la hauteur du lobe (1). A première vue, il semble qu'on ait sous les yeux, dans cette région, une ceinture de fibres transversales qui agissent sur les lobes buccaux à la façon d'un sphincter, et les forcent, en se contractant, à se rabattre sur la bouche; mais une observation plus attentive montre qu'il ne s'agit pas là de fibres musculaires ordinaires.

Les fibres parallèles que l'on observe dans cette région ne sont pas, en effet, des éléments à proprement parler; ce sont de simples filaments protoplasmiques issus par groupes de cellules de dimensions variables, parfois considérables, et dans lesquelles on aperçoit facilement un petit noyau. Ces cellules se distinguent des cellules musculaires étoilées du type commun, en ce que leurs prolongements protoplasmiques sont plus nombreux et, au lieu de rayonner en tous sens autour de la cellule, se disposent en deux touffes opposées dont les fibres demeurent parallèles entre elles. En général, un ou deux prolongements ne suivent pas la direction de ceux qui composent les touffes; ils unissent entre elles des cellules voisines. Sur l'une de ces cellules mesurant 6 millièmes de millimètre de diamètre, nous avons pu compter cinq prolongements d'un côté, six de l'autre. Quelque singuliers que paraissent ces éléments, ils ne sont pas, comme on le verra plus tard, très différents des éléments contractiles chargés de faire mouvoir les unes sur les autres les articulations des bras, et qu'on peut considérer comme les éléments musculaires normaux des Comatules.

§ II. — *Tentacules.* — Si les tentacules buccaux, nés d'abord trois

(1) Pl. III, fig. 19, β, et pl. VII, fig. 70.

par trois, comme les tentacules des bras, s'isolent davantage les uns des autres et se groupent autrement après la naissance d'une paire de tentacules courts entre chaque triade et le transfert à l'angle des bras du tentacule médian de chaque groupe primitif, leur structure histologique n'en est pas moins identique à la structure histologique des tentacules brachiaux, et nous la décrivons ici une fois pour toutes.

Chaque tentacule est composé de deux couches épithéliales entre lesquelles se trouve une couche musculaire.

La couche épithéliale externe est formée de cellules épaisses, granuleuses, arrondies ou polyédriques, se colorant fortement par les réactifs. Cette couche est recouverte d'une mince et délicate cuticule. Elle est continue sur l'animal vivant, comme je l'ai figuré en 1873 ; mais sur les pièces qui ont subi les manipulations nécessaires pour faire des coupes, le revêtement cellulaire du tentacule se divise en anneaux dont chacun correspond à une papille. La hauteur de chaque anneau va en diminuant depuis la région occupée par la papille jusqu'à la région opposée, comme la hauteur de certaines bagues va en diminuant à partir du chaton. Comme les papilles sont disposées en trois ou quatre rangées sur les tentacules, l'orientation des anneaux change, de manière que les parties épaisses des uns alternent avec les parties amincies des autres (*fig.* 16, 20, 59, 64).

L'épithélium ne se continue pas sur les papilles, simplement revêtues par un prolongement de la cuticule qui se plisse souvent transversalement, peut-être sous l'action de l'alcool, et devient ainsi très apparent.

L'épithélium des tentacules disparaît facilement sur les pièces qui ont été quelque temps conservées dans l'alcool ; il laisse alors à découvert les parties sous-jacentes et permet d'observer distinctement quelques particularités intéressantes relatives à la structure des papilles. On voit alors, en effet, que la base de chaque papille est entourée de plusieurs rangées de cellules piriformes constituant ensemble une sorte de cône dont la papille ne serait que le prolongement, et dont la base s'implanterait sur les tissus sous-jacents. C'est généralement sur trois ou quatre rangées que se disposent ces cellules sans s'astreindre cependant à une grande régularité ; elles

alternent plutôt de manière que les extrémités amincies des cellules d'une rangée, pénétrant dans l'intervalle de deux cellules de la rangée précédente, et soient toutes tournées vers la papille. Ces extrémités amincies se prolongent chacune en un mince filament qui arrive jusqu'au sommet de la papille, où, très probablement, ils sont en rapport avec les soies divergentes que porte ce sommet. La cuticule se moule sur ces filaments ; de là l'aspect cannelé que présentent les papilles, même à l'état vivant. L'axe de chaque papille est occupé par un filament brillant, plus gros que les autres, et qui a exactement l'aspect des fibres musculaires longitudinales du tentacule. Comme l'existence de ce filament a été niée par Ludwig, qui voit à la place un tube dont il est disposé à faire le canal excréteur d'un organe glandulaire, j'ai figuré (1), d'après des pièces fraîches simplement colorées à l'éosine ou au picrocarminate, divers aspects de ce filament qui ne sauraient laisser aucun doute sur la réalité de son existence.

On remarquera particulièrement une de ces figures, dessinée en 1877, à Roscoff, dans laquelle deux filaments ne vont pas jusqu'à l'extrémité de la papille, tandis qu'un autre présente un trajet sinueux. J'ai obtenu également des préparations dans lesquelles le filament sortait de la papille.

L'opinion de Ludwig ne peut donc être davantage soutenue, et elle a été abandonnée par Jickeli, qui a constaté de son côté dans les papilles des dispositions identiques (2) à celles que nous venons de décrire, et que nous avions observées dès 1877, d'une manière tout à fait indépendante ; par conséquent assez souvent, au moment d'entrer dans la papille, le filament qui doit en occuper l'axe se renfle comme s'il portait en ce point un noyau. C'est ce renflement qui produit l'apparence d'une ampoule située à la base de la papille que Ludwig a figurée et dont nous retrouvons l'équivalent dans nos dessins de 1877. Le filament axial de chaque papille, arrivé à la base de la papille, se recourbe vers la base de manière à s'appliquer sur la couche épithéliale interne sans la pénétrer, et court désormais parallèlement

(1) Ces figures font partie des Planches relatives à la 3e partie de ce mémoire.
(2) Jickeli, *loc. cit.* — Zoologische Anzeiger 1883.

à l'axe du tentacule, parmi les autres fibres longitudinales au milieu desquelles il devient très difficile de le distinguer. De temps à autre, on aperçoit sur la fibre qui prolonge ce filament un noyau ovale que l'éosine colore plus facilement que le reste de la fibre et qui a $0^{Mm}.002$ de largeur pour $0^{Mm}.007$ de longueur (*fig.* 85). Il est difficile de ne pas voir, dans les fibres longitudinales brillantes qui apparaissent au premier coup d'œil et sont situées au-dessous de l'épithélium, les fibres musculaires qui permettent aux tentacules d'exécuter leurs mouvements variés ; mais ce ne sont pas les seules fibres longitudinales qui existent dans cette couche.

Il est manifeste, en effet, que les cellules qui entourent la base des papilles sont bipolaires ; elles émettent vers la base du tentacule de très fins prolongements que, même à l'aide de l'objectif 7 de Vérick, on ne tarde pas à perdre parmi les fibres musculaires plus grosses et plus brillantes, mais auxquelles appartiennent, sans doute, une partie des noyaux disséminés sur la longueur du tentacule. Le filament axial de la papille a été décrit par plusieurs auteurs comme une fibre nerveuse un peu plus grosse que les autres, mais il ressemble beaucoup d'aspect aux fibres tentaculaires. Ces fibres sont des fibres musculaires, comme le démontre leur identité d'aspect avec les fibres motrices, que nous décrirons plus tard. On trouve donc tout à la fois dans les papilles les terminaisons périphériques des nerfs et celles des fibres musculaires longitudinales du tentacule, ou tout au moins d'un grand nombre d'entre elles. Nous verrons tout à l'heure comment se terminent les fibres du côté opposé.

Bien que j'aie figuré sur les tentacules observés à l'état vivant des stries transversales (1), je ne mentionne pas dans mon mémoire de 1873 l'existence, sur les tentacules, des fibres musculaires transversales. Je n'étais pas certain si les aspects que j'avais observés étaient dûs à des plissements de la cuticule ou à de véritables éléments anatomiques. Même sur la jeune larve sans bras représentée planche III, j'ai pu me convaincre de l'existence de semblables fibres. Sur un certain nombre de tentacules de cette larve,

(1) Archives de Zoologie expérimentale. — Tome II, pl. II, fig. 2.

l'épithélium a disparu et les fibres musculaires transversales sont à nu, au-dessus des fibres longitudinales. Ces fibres annulaires sont très minces, peu nombreuses, isolées les unes des autres; il n'en existe que trois ou quatre entre une papille et la suivante. On n'en voit pas dans la partie inférieure du tentacule, qui est, du reste, dépourvue de papille ; mais elles sont bien évidentes dans toute la région où le tentacule est capable de se contourner, comme on le voit dans les figures 19 et 20. Dans la préparation que représente la figure 20, plusieurs fibres transversales se sont séparées de la couche musculaire longitudinale et se projettent librement au delà du bord dépourvu d'épithélium du tentacule; il ne peut donc rester le moindre doute sur leur position.

Sur des préparations soumises à l'action des réactifs (alcool, acide chromique, acide osmique, sublimé corrosif, etc.) et colorées à l'éosine ou au carmin, la couche interne des tentacules apparaît, chez les Comatules adultes, comme une couche épithéliale formée de grandes cellules allongées dans le sens de la longueur du tentacule, et dont les contours sont parfois indistincts, mais qui paraissent dans d'autres cas parfaitement réguliers. A l'état vivant, leur aspect est tout autre : elles forment, au-dessous de la couche musculaire, une couche épaisse d'apparence protoplasmique, animée de mouvements évidents de contraction, et émettent des tractus mobiles et temporaires qui traversent toute la lumière du tentacule allant ainsi d'un point de la paroi au point diamétralement opposé (*Archives de Zoologie expérimentale*, tome II, *fig.* 2); on pourrait presque appeler cette couche, évidemment moins différenciée que les autres, la *couche protoplasmique;* elle est cependant formée de cellules pourvues d'un noyau, et dont les contours deviennent parfois très nets sous l'action des réactifs.

Mais le noyau de ces cellules, qui reste souvent seul coloré par l'éosine, envoie dans tous les sens de fins prolongements protoplasmiques et contient lui-même un nucléole plus fortement coloré.

Les trois couches que nous venons de décrire correspondent de la manière suivante à celles que nous avons indiquées en 1873 : la cuticule et l'épithélium forment la couche externe; la couche musculaire et nerveuse

forme la couche moyenne ; la couche protoplasmique forme la couche interne.

§ III. — *Anneau ambulacraire et canal hydrophore.* — Le canal ambulacraire sur lequel s'implantent les tentacules a été désigné sous le nom d'*anneau tentaculaire, anneau péribuccal, anneau aquifère, anneau ambulacraire ;* nous le désignerons constamment sous le dernier de ces noms, qui a l'avantage de marquer son assimilation à l'anneau que l'on retrouve toujours autour de l'œsophage chez les autres Échinodermes, et qui fait partie du système des *canaux ambulacraires* si éminemment caractéristiques de ces animaux.

Comme il résulte de son mode de développement, l'anneau ambulacraire a ses parois propres dans toute son étendue.

Il est situé immédiatement au-dessus du plancher buccal, et sa section se présente sous la figure d'un rectangle dont les grands côtés sont verticaux, de sorte qu'on peut distinguer nettement dans l'anneau une *face supérieure,* une *face interne,* une *face inférieure* et une *face externe.* La face supérieure porte des tentacules et, dans leur intervalle ainsi que sur son bord interne, se trouve revêtue d'un épithélium identique à celui des tentacules eux-mêmes. Cet épithélium s'amincit beaucoup en tapissant la face interne, et s'unit à l'épithélium vibratile du plancher buccal et de l'œsophage, qui revêt brusquement ses caractères particuliers et se distingue tout aussi nettement de l'épithélium non vibratile des tentacules que de l'épithélium vibratile de la paroi stomacale. La face interne de l'anneau ambulacraire n'a pas d'autre revêtement que l'épithélium non vibratile qui fait suite à celui des tentacules. La face inférieure n'est de même séparée de la cavité périœsophagienne que par le revêtement péritonéal de cette cavité ; quant à sa face externe, elle est intimement soudée avec les parois du corps, et l'on voit appliqués contre elle cinq corps sphériques complètement développés, alternes avec les groupes de tentacules. Nous laissons pour le moment de côté tout ce qui est relatif à ces corps, dont nous aurons à faire l'étude en nous occupant du développement des bras.

Les parois propres du canal tentaculaire ont une épaisseur d'environ

$0^{Mm}.005$; ces parois semblent uniquement formées par des tissus qui correspondent à la couche musculaire et à la couche protoplasmique des tentacules. Il faut remarquer qu'au début la poche aquifère était complètement enveloppée par un feuillet de la poche péritonéale supérieure, de telle façon que les différences d'aspect de ses quatre faces résultent seulement des sens divers dans lesquels s'est accomplie la différenciation des éléments de ce feuillet, qui est devenu sur les tentacules et sur la face supérieure de l'anneau un épithélium distinct, s'est presque entièrement fusionné avec la couche sous-jacente sur les faces interne et inférieure et s'est fusionné tout à la fois avec cette couche et avec la couche mésodermique qui forme les parois du corps sur la face externe. Comme il n'existe pas de couche mésodermique entre la poche aquifère et la poche péritonéale qui l'enveloppe, on est assez naturellement conduit à penser que les fibres musculaires des tentacules ont pour origine les éléments constitutifs de l'une ou l'autre de ces poches; elles seraient, par conséquent, de nature entodermique dans l'hypothèse de Götte; de nature entodermique ou exodermique dans celle de Barrois; dans le premier cas, chose bien extraordinaire, l'entoderme des Comatules prendrait ainsi part non seulement à la constitution du revêtement épidermique de certaines de leurs parties, mais encore à la constitution de leurs muscles. Il est cependant hors de doute que les muscles des bras des Comatules ont une origine mésodermique; partout où l'on a pu suivre l'évolution des muscles chez les autres Échinodermes, on les a vus naître de cellules mésodermiques ; il serait bien étonnant que les fibres musculaires de l'appareil ambulacraire des Comatules eussent une autre origine. L'observation sur le vivant du développement des fibres musculaires des tentacules n'est pas possible ; mais un examen attentif des rapports de ces fibres avec les parties musculaires de l'anneau ambulacraire permet de se rendre compte de la façon dont elles procèdent des éléments mésodermiques.

L'appareil musculaire de l'anneau ambulacraire comprend: 1° une couche annulaire de fibres qui occupent la moitié interne de la face supérieure de l'anneau, immédiatement au-dessous de l'épithélium, et qui

forment ce qu'on peut appeler le *sphincter péribuccal*; — 2° des tractus de fibres verticales qui se trouvent aussi bien sur la face externe que sur la face interne, et qui ne sont manifestement que le prolongement des fibres musculaires des tentacules; — 3° des trabécules musculaires qui traversent la lumière de l'anneau et qui unissent ainsi sa face externe à sa face interne (*fig.* 19 à 25). Ces trabécules sont identiques à ceux qu'on observe plus tard dans toute l'étendue des canaux ambulacraires et que j'ai figurés en 1873. En suivant avec attention le trajet des fibres musculaires des tentacules, on reconnaît bientôt que toutes aboutissent à des corpuscules nucléés, tantôt fusiformes et allongés dans le sens de la fibre, tantôt étoilés. Ces corpuscules s'observent aussi bien sur la face interne que sur la face externe de l'anneau ambulacraire; mais il ne sont pas indépendants et sont reliés entre eux par les trabécules qui traversent la lumière du canal. Ces trabécules présentent eux-mêmes en un point variable de leur trajet un petit renflement nucléaire; mais ce renflement, comme ceux qu'on observe sur le trajet des fibres musculaires des tentacules, est loin d'avoir les dimensions des corpuscules nucléés des parois de l'anneau ambulacraire. Ces corpuscules, par leurs dimensions, par leur structure, paraissent être les véritables éléments cellulaires dont les fibres ne seraient elle-mêmes que des dépendances. Toutes les fibres musculaires des tentacules ont donc pour origine des éléments cellulaires situés au niveau de l'anneau ambulacraire. Or, ceux de ces éléments qui sont situés sur la face externe de l'anneau sont reliés par des prolongements protoplasmiques aux éléments mésodermiques des parois du corps; on est donc amené à conclure qu'ils sont de même origine, et peuvent être produits par eux.

Les fibres formant le sphincter péribuccal n'ont pas des connexions moins remarquables. Au-dessous d'elles font saillie dans la cavité du canal ambulacraire de grosses cellules arrondies appliquées chacune contre une fibre transversale, mais envoyant en outre vers la face externe un prolongement très oblique qui va lui-même s'insérer sur une cellule semblable à celles d'où naissent les trabécules musculaires du canal. L'ensemble de ces prolongements forme une sorte de membrane incomplète obliquement ten-

due, qui paraît limiter en dehors et en haut la cavité du canal tentaculaire et la séparer de celle des tentacules. Cette cloison n'existe cependant que dans l'intervalle des tentacules.

Il résulte de cette description quatre faits importants :

1° Toutes les fibres musculaires de l'anneau ambulacraire et des tentacules ont pour origine des éléments cellulaires situés au niveau de l'anneau et principalement sur sa face externe ;

2° Toutes ces cellules sont reliées entre elles par des prolongements protoplasmiques identiques d'aspect aux fibres elle-mêmes, de sorte que l'ensemble des fibres musculaires ne forme qu'un seul et même système ;

3° Les cellules de la face externe de l'anneau ambulacraire sont de même reliées aux cellules mésodermiques non différenciées contenues dans l'épaisseur des parois du corps ;

4° Les prolongements protoplasmiques, qui unissent les cellules des deux faces opposées du canal ambulacraire, traversent la couche épithéliale interne du canal ; ils manquent au début du développement, ainsi que les fibres musculaires.

Tous ces faits s'expliquent facilement, si l'on admet qu'au voisinage de l'anneau ambulacraire les éléments mésodermiques produisent des fibres musculaires par une très légère modification de leur forme normale, presque toujours étoilée. Un de leurs prolongements les met en rapport avec les autres éléments mésodermiques ; un autre s'allonge verticalement, rampe entre les deux couches épithéliales des tentacules et vient finalement se terminer dans une papille. Un troisième unit entre elles deux cellules nées de la division d'une même cellule initiale, perfore la couche épithéliale de la face externe du canal ambulacraire, traverse la lumière de ce canal et aboutit à la face opposée : soit vers le haut, où se trouve, à son point d'arrivée, une cellule qui s'allonge bientôt transversalement, de manière à former une des fibres du sphincter péribuccal ; soit vers la région moyenne, où l'on voit la cellule d'origine d'une fibre longitudinale des tentacules. Ce mode de développement de l'appareil musculaire serait sans doute étonnant ; mais nous ne voyons guère comment expliquer autrement les quatre faits frappants que

nous avons signalés ci-dessus. Nous aurons plus tard à constater quelques faits qui nous permettront de justifier cette hypothèse dans une certaine mesure.

Le tube hydrophore a pris sa structure caractéristique, et l'on peut maintenant préciser assez simplement sa situation. Convenons d'appeler antérieure l'extrémité du corps qui porte la bouche, et postérieure celle qui est fixée; appelons dorsale la face qui porte l'anus, et ventrale la face opposée; la larve, une fois cette définition posée, se trouve avoir un côté droit et un côté gauche. On peut dire dès lors que l'œsophage s'enfonce obliquement dans la cavité du corps en se dirigeant vers la gauche et vers l'extrémité postérieure; l'estomac occupe tout le côté gauche du corps; à droite et du côté ventral, il donne naissance à l'intestin, qui traverse en ligne droite, de la face ventrale à la face dorsale, tout le côté droit de la cavité générale, complétant avec l'estomac une sorte de fer à cheval; dans la courbure de ce fer à cheval se trouve le stolon génital qui traverse d'arrière en avant la plus grande partie de la cavité générale. Le tube hydrophore prend naissance du côté dorsal de l'anneau ambulacraire, un peu à gauche du rectum, descend d'abord verticalement, puis se relève de manière à dessiner une sorte d'U (*fig.* 18); il s'engage au même moment dans les parois du corps, qu'il traverse en remontant très légèrement vers la gauche, et vient s'ouvrir à l'extérieur, presque sans avoir quitté le plan dans lequel il est contenu, par un entonnoir vibratile situé à peu près au niveau de la face supérieure de l'anneau ambulacraire. Dans tout ce trajet, son calibre reste à peu près le même; il est, en tout cas, constant dans la partie qui traverse la cavité générale; son diamètre extérieur est de $0^{Mm},010$; l'épaisseur de ses parois, de $0^{Mm},003$; sa lumière, de $0^{Mm},004$. Depuis son origine sur l'anneau ambulacraire jusqu'à ce qu'il s'engage dans les parois du corps et un peu au delà, le tube hydrophore conserve la même structure; ses parois sont formées de cellules cylindriques, exactement normales à la paroi dont elles traversent toute l'épaisseur, se colorant fortement sous l'action du picrocarminate d'ammoniaque et de l'éosine, très probablement munies chacune d'un

flagellum vibratile. Vues de champ, ces cellules, ou plutôt leur noyau, forment à la surface du tube une ponctuation régulière, caractéristique, qui permet aussitôt de reconnaître dans une coupe les fragments de ce dernier, sans qu'il puisse y avoir de confusion possible avec un autre organe. C'est ainsi que dans la coupe représentée figure 23 on voit entre h_1 et x, *dans l'épaisseur même des téguments*, et *en place*, un lambeau enlevé au sommet de l'U que forme le tube. Cette structure se continue dans la branche ascendante du tube hydrophore, branche qui est tout entière contenue dans les téguments; on l'observe jusqu'à une distance de $0^{Mm},015$ du point où le tube s'engage dans la paroi. Mais bientôt le tube se rétrécit légèrement; peu à peu, ses parois s'amincissent jusqu'à une épaisseur de $0^{Mm},001$, tandis que le tube lui-même se renfle légèrement. L'épithélium cylindrique disparaît; on voit, en revanche, sur la paroi du tube quelques fibres fusiformes courant à sa surface très obliquement par rapport au trajet du tube, presque parallèlement aux parois du corps. Cette partie du tube, il est essentiel de le remarquer, fait suite à la précédente *sans solution de continuité;* elle aboutit à l'entonnoir vibratile dont l'axe est dirigé normalement à la surface du corps (*fig.* 17) et dont les parois sont formées par des cellules cylindriques, cette fois évidemment ciliées, toutes semblables d'ailleurs à celles qui constituent la paroi de la première partie du tube hydrophore. Seulement ici, les cellules ne sont plus normales à la paroi de l'entonnoir; elles sont parallèles à l'axe du corps comme les fibres de la portion amincie du tube, ce qui pourrait faire supposer que les fibres ne sont qu'une transformation de cellules semblables; de plus, leur longueur diminue régulièrement depuis l'orifice externe de l'entonnoir jusqu'à sa jonction avec la partie à parois amincies du tube hydrophore. Leur longueur tombe ainsi de $0^{Mm},003$ à $0^{Mm},001$; il en résulte que l'épaisseur des parois de l'entonnoir vibratile diminue en même temps que le diamètre de cet entonnoir; c'est à peu près ce que nous verrons toujours pour les nombreux entonnoirs qui vont se former jusqu'à l'âge adulte.

Il résulte de ce que nous venons de dire qu'au moment où la larve cystidéenne est complètement réalisée le tube hydrophore a subi une

importante modification. Il avait d'abord la même structure dans toute son étendue, depuis l'anneau ambulacraire jusques et y compris l'entonnoir vibratile ; maintenant, sans cesser toutefois d'être absolument continu, il présente trois régions distinctes : 1° une région cylindrique à parois épaisses formées par un bel épithélium cylindrique cilié ; 2° une région de forme moins régulière, à parois minces, sans épithélium cylindrique, commençant seulement après que le tube hydrophore a déjà parcouru un certain trajet dans l'épaisseur des parois du corps ; 3° une région évasée en entonnoir s'ouvrant au dehors, et sur laquelle reparaît l'épithélium cylindrique vibratile. Ces trois régions vont avoir chacune leur importance particulière dans la suite de l'évolution ; il est utile de les désigner chacune par un nom particulier ; nous réserverons désormais le nom de *tube hydrophore* à la première partie, c'est-à-dire au tube à parois épaisses qui va de l'anneau ambulacraire à la paroi du corps ; la seconde, entièrement ou presque entièrement contenue dans les parois du corps, sera, suivant sa forme, un *tube,* un *sac* ou un *canal pariétal ;* la troisième gardera le nom d'*entonnoir vibratile*, qui rappelle mieux sa forme et sa constitution complexe que le nom de *pore calicinal* employé par Ludwig. L'ensemble d'un entonnoir vibratile, d'un sac ou d'un canal pariétal et d'un tube hydrophore pourra être désigné sous le nom d'*appareil hydrophore.*

Nous appellerons dès maintenant l'attention sur l'aspect que prend un tube hydrophore au moment où il va se continuer en un sac pariétal : il se rétrécit toujours légèrement en ce point, tandis que partout ailleurs il demeure parfaitement cylindrique ; ce caractère peut être utilisé pour distinguer presque immédiatement et sûrement dans les coupes l'extrémité d'un tube hydrophore de toute autre partie de sa longueur accidentellement coupée ; or, cela est important, comme on le verra, pour déterminer nettement les véritables connexions jusqu'ici méconnues des tubes hydrophores. On remarquera d'autre part que l'endroit où un tube hydrophore s'unit à un sac ou à un canal pariétal est nécessairement un cercle de moindre résistance ; dans la partie de son trajet où il s'est transformé en sac pariétal, le tube hydrophore primitif s'est intimement soudé avec les

parois du corps et ne saurait être arraché ; dans sa région épaisse, l'épaisseur même et l'homogénéité de structure de ces parois le protège contre toute rupture. Mais au point où la structure change brusquement, le tube hydrophore, encore uni lâchement aux parois du corps et faiblement résistant, doit céder avec facilité à toute traction un peu forte. Or, des tractions de ce genre se produisent nécessairement pendant les nombreuses manipulations qui précèdent la réalisation des coupes : sous l'action des réactifs fixateurs, durcissants et déshydratants, les tissus se contractent nécessairement ; leur contraction peu déjà suffire à produire une rupture ; si la contraction des différents tissus est inégale, comme cela est à peu près inévitable, le tube hydrophore une fois rompu peut être entraîné loin du sac et son extrémité arrive ainsi à paraître flotter librement dans la cavité générale du corps, comme l'a figuré Ludwig pour la phase que nous étudions en ce moment, comme l'ont figuré tous les auteurs pour les Comatules adultes. Le rasoir, en glissant sur la coupe, l'essence de girofle et bien d'autres réactifs, en modifiant l'élasticité et la consistance des tissus, peuvent encore amener ce résultat, que nous avons constaté comme tout le monde dans beaucoup de nos préparations, mais qui est essentiellement artificiel. En tout cas, si, dans les manipulations qu'on fait subir aux objets d'étude, le tube hydrophore et le sac pariétal correspondant peuvent se séparer, ils ne peuvent pas être amenés à se souder ; toutes les observations que l'on peut produire de tubes hydrophores s'ouvrant librement en apparence dans la cavité générale sont donc des observations négatives qui ne sauraient prévaloir contre une seule observation positive de continuité ; or, dans nos préparations, c'est au contraire la continuité qui est la règle, la discontinuité qui est l'exception, lorsque l'extrémité périphérique du tube hydrophore est conservée.

D'autre part, quand on examine des larves cystidéennes par transparence, la structure particulière du tube hydrophore cessant brusquement à un certain moment, comme on le voit dans les figures 16 et 22, on est porté à croire que ce tube se termine là où la structure se modifie ; mais même dans ces conditions un examen plus attentif conduit à constater sa

continuité avec un tube à parois minces qui aboutit à l'entonnoir vibratile, situé lui-même à la base de l'une des plaques orales (*pl.* II, *fig.* 16, h_1, *sh*, s_1).

Si les considérations que nous venons de développer expliquent jusqu'à un certain point que Ludwig ait pu voir le tube hydrophore s'ouvrir librement, en apparence, dans la cavité générale, elles n'expliquent pas certaines particularités de ses dessins que nous ne retrouvons pas dans nos préparations. Ainsi, dans la coupe de larve cytidéenne publiée par Ludwig et reproduite partout (Voir *Zoologie de Claus*, trad. fr., 2e édition, fig. 410, p. 396) on voit dans la paroi du corps un canal qui irait en s'évasant de l'extérieur à l'intérieur; tout autre est la disposition de ce canal dans la préparation que nous reproduisons figure 22 avec une scrupuleuse exactitude. Le canal pariétal dans notre préparation n'arrive pas jusqu'à la paroi interne du corps ; il se recourbe au contraire en se rétrécissant un peu dans sa partie inférieure, pour courir parallèlement à cette paroi et venir rejoindre l'extrémité, elle-même un peu rétrécie, du tube hydrophore. On remarquera d'ailleurs que Ludwig n'a pas figuré l'entonnoir vibratile, dont il aurait été intéressant de montrer la forme et les connexions. Ludwig a vu le tube hydrophore contenu dans une sorte de poche séparée de la cavité générale par des trabécules de tissu conjonctif. Ce qu'il désigne sous ce nom dans la figure citée correspond exactement au cordon désigné par la lettre *c* dans notre figure 22 ; or, c'est là manifestement une portion du mésentère séparant la cavité périœsophagienne de la cavité cœliaque, et nous ne voyons pas de poche spéciale entourant le tube hydrophore. La figure suivante de Ludwig correspond à très peu près à notre figure 23. On y voit aussi une poche contenant le tube hydrophore, mais cette poche ne ressemble plus guère à celle de l'autre figure, et le trabécule *Bi* a pris une tout autre direction. Il semble, en effet, d'après l'examen de notre préparation, qu'en *Bi* Ludwig a réellement figuré non un trabécule, mais la paroi même du corps dans laquelle s'engage le tube hydrophore, qui est dans sa coupe orienté d'une façon moins favorable pour l'étude que dans la nôtre. Nous trouvons également en ce point dans notre préparation le mésentère, et au-dessus de lui une cavité ;

mais cette cavité n'est autre chose que l'emplacement même du tube hydrophore, dont elle contient encore des lambeaux, et qui a été entièrement enlevé par la coupe précédente, où on le voit figuré. En somme, nous trouvons le tube hydrophore revêtu d'un feuillet péritonéal étroitement appliqué sur lui, contenu dans la cavité périœsophagienne, non dans une poche spéciale, enfin s'ouvrant *directement* à l'extérieur par un entonnoir vibratile. Nous avons dû établir soigneusement ces faits, d'abord par ce qu'ils sont en désaccord avec ce qui a été affirmé jusqu'ici, parce qu'Herbert Carpenter n'a pas craint de les contester sur le simple vu des dessins de Ludwig, enfin parce qu'ils sont nécessaires à l'intelligence du reste du développement de l'appareil d'irrigation, et qu'il était nécessaire de les mettre d'emblée hors de doute.

§ IV. — *Structure du tube digestif.* — A la région en quelque sorte vestibulaire, circonscrite par l'anneau ambulacraire, fait suite l'œsophage, conduisant lui-même dans l'estomac, duquel naît l'intestin. La structure de toutes ces parties est fort simple. Toutes les trois sont formées d'une seule couche de cellules, mais ces cellules ont des dimensions et un aspect tout différents dans l'œsophage et dans le reste de l'appareil digestif; de sorte qu'au point de vue histologique, comme au point de vue embryogénique, l'appareil digestif demeure séparé en deux régions bien distinctes. Les cellules de l'œsophage ont environ $0^{Mm},011$; elles présentent un noyau fusiforme très nettement distinct et portent chacune un cil vibratile; toutes sont à peu près de même dimension. A un fort grossissement, on voit cet épithélium bordé d'un liséré strié qui rappelle les plateaux striés dont sont surmontés les cellules d'un grand nombre d'épithéliums vibratiles, chez les animaux les plus variés. Les cellules de l'estomac et de l'intestin sont tout de suite beaucoup plus longues que celles de l'œsophage ; mais elles grandissent encore un peu, surtout du côté postérieur, de telle sorte que l'épaisseur des parois du tube digestif peut atteindre $0^{Mm},030$.

Ces cellules (*pl.* IX, *fig.* 84, *n*) sont exactement cylindriques, pâles, granuleuses, distinctes seulement sur des échantillons bien conservés et sur de très fines coupes ; chacune possède un gros noyau, pourvu d'un très

petit nucléole ; le noyau est situé dans la moitié extérieure de la cellule, celle qui est tournée vers la cavité générale ; ces cellules sont vibratiles, mais je n'ai jamais vu à leur surface libre de liséré strié semblable à celui qui limite si nettement l'épithélium œsophagien ; elles ont au contraire une tendance marquée à diffluer vers l'intérieur de l'intestin, comme le montrent les figures 56 et 57, par exemple ; ce sont les premières à s'altérer après la mort de l'animal, et elles diffluent même dans l'alcool.

Toute la surface externe du tube digestif est revêtue par le feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure ; ce feuillet est très mince, parsemé de nombreux noyaux ; on le voit, dans la figure 22, s'éloigner du sac stomacal, au moment où celui-ci s'unit à l'œsophage, pour rejoindre la paroi du corps, s'y réfléchir vers le bas et former ainsi le feuillet pariétal qui recouvre la paroi interne de la partie du corps circonscrite par les basales.

Le feuillet pariétal pénètre dans le pédoncule en formant un assez large infundibulum ; le feuillet viscéral y pénètre aussi en s'engageant dans cet infundibulum ; mais du côté du sac stomacal il demeure éloigné du stolon génital (*fig.* 22 et 23), tandis que du côté rectal il est étroitement appliqué contre lui ; de sorte que le prolongement pédonculaire du stolon génital et le prolongement du feuillet viscéral du péritoine ne forment plus dans le pédoncule qu'un seul et même cordon occupant l'axe du prolongement tubulaire du feuillet pariétal.

§ V. — *Structure du stolon génital.* — Le stolon génital est exactement fusiforme ; sa longueur est de $0^{Mm},120$; sa plus grande largeur, de $0^{Mm},020$; légèrement incliné vers l'extérieur par suite de sa position pariétale primitive, séparé maintenant de la paroi du corps par le rectum et même un peu distant du sac stomacal, il s'étend à peu près en ligne droite depuis le sommet de l'axe péritonéal du pédoncule jusqu'à la jonction de l'œsophage avec le sac stomacal (*fig.* 18). On n'aperçoit à son intérieur aucune cavité ; mais sur la coupe figure 18 il est décomposé en deux parties ovoïdes en contact par leur gros bout, tandis que leur bout aminci est dirigé vers l'une des extrémités de l'organe. Aucune membrane ne sépare l'une de l'autre ces deux parties, qui doivent être considérées comme la

première indication des lobes que nous verrons bientôt apparaître et se développer beaucoup. Tout le stolon génital est composé de cellules ovoïdes longues de $0^{Mm},012$, larges de $0^{Mm},004$, en contact les unes avec les autres, leur petit bout orienté vers l'axe du stolon (*pl.* IV, *fig.* 31, ω); elles forment sur une coupe longitudinale deux rangées contiguës ; mais sur une coupe transversale on les trouverait disposées en cercle ; aussi voit-on apparaître sur les coupes longitudinales, entre les deux rangées principales de la coupe, les extrémités des cellules disposées sur les autres rayons. Ces cellules, plus grandes et plus distinctes que celles des autres parties du corps, n'émettant aucun prolongement protoplasmique qui rende leur forme indécise, constituent exclusivement la substance de l'organe ; elles présentent un beau noyau, se colorent fortement par l'éosine et tranchent nettement par ces divers caractères sur tous les autres éléments ; nous les retrouverons toujours désormais dans la portion calicinale du stolon génital, dont elles forment, sans aucun doute, l'élément fondamental et caractéristique. Le stolon génital a donc déjà une structure qui lui est propre, ses éléments ne sont pas des éléments embryonnaires non différenciés ; ce sont des éléments déjà caractérisés, qui pourraient être à la rigueur des éléments glandulaires, mais qui ne sont certainement pas des éléments épithéliaux, et n'ont rien à faire avec un appareil vasculaire quelconque.

La totalité de l'organe est enveloppée par une membrane (*pl.* IV, *fig.* 31, *mf*) qui forme au-dessus de son extrémité supérieure un prolongement que l'on peut suivre le long de l'œsophage jusqu'au contact du tégument péribuccal. Des trabécules conjonctifs partent de ce prolongement pour venir s'attacher sur la paroi externe de la face inférieure de l'anneau ambulacraire. Le prolongement lui-même se reploie au-dessous du tégument, contourne l'œsophage dans le sens où tourne l'intestin lui-même, et se résout bientôt en un petit nombre de filaments identiques d'aspect aux trabécules dont nous venons de parler, et qui vont s'attacher au plancher inférieur de l'anneau ambulacraire (*pl.* II, *fig.* 15, *m*).

Entre le stolon génital et le fond de l'anse intestinale, l'enveloppe se continue, formant une sorte de mésentère qui s'unit à l'enveloppe périto-

néale de l'appareil digestif ; ce mésentère est parcouru dans toute sa longueur par des fibres longitudinales que nous verrons plus tard prendre un développement plus considérable (*pl.* IV, *fig.* 31, *mf*).

L'origine de l'enveloppe que nous venons de décrire d'une manière générale est double. Elle se compose en effet : 1° d'une partie membraneuse mince, parsemée de noyaux semblables de structure au revêtement péritonéal de l'intestin ; 2° de fibres longitudinales.

La partie membraneuse n'est que le revêtement péritonéal du stolon génital et se continue avec le cordon viscéral de l'axe péritonéal du pédoncule. Elle est, par conséquent, d'origine entodermique.

Les fibres sont, au contraire, d'origine mésodermique (1). Elles ont pour origine des cellules placées au sommet du pédoncule lui-même, mais en dehors de l'axe péritonéal. Ces cellules se relient par leurs prolongements protoplasmiques inférieurs aux autres cellules mésodermiques du pédoncule, tandis qu'un de leurs prolongements supérieurs traverse le revêtement péritonéal, croise en partie la base du stolon génital, se réfléchit et rampe sur la région de sa surface qui regarde le sac stomacal, ou continue sa route pour ramper sur le mésentère lui-même et jusque sur la paroi du sac stomacal (*pl.* III, *fig.* 27, *m*). C'est ce revêtement fibreux qui dépasse le sommet supérieur du stolon génital et se continue accolé à l'œsophage.

§ VI. — *Pédoncule et rudiments de l'organe cloisonné.* — La structure fibreuse du pédoncule que nous avons vue s'accuser peu à peu a maintenant pris son aspect définitif et peut être décrite d'une manière précise. Son axe péritonéal a tout à fait changé d'aspect. Il est représenté par un cordon central continu avec le stolon génital qu'il représente, pour ainsi dire, dans le pédoncule, et par cinq cordons cellulaires périphériques, régulièrement rangés autour du cordon axial (*pl.* IX, *fig.* 82). Les deux prolongements péritonéaux qui pénètrent dans le pédoncule étant étroitement superposés dans leur partie inférieure, on comprend qu'il soit difficile de dire en toute certitude quelle est la part prise par chacun d'eux à la formation des six

(1) Edm. Perrier. — Résumé de recherches sur l'organisation et l'anatomie des Comatules. — *Zoologische Anzeiger*. — N° 194. — 1885.

cordons; il est probable cependant que le cordon axial continu, dans la partie supérieure, avec le stolon génital, est formé, comme ce dernier, par le feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure, et les cinq cordons périphériques, par le feuillet pariétal. Tous ces cordons deviennent rapidement fibreux ; leurs fibres exclusivement longitudinales se dissocient parfois légèrement; les cordons semblent alors plus ou moins confondus, et il devient difficile de les distinguer les uns des autres lorsqu'ils sont recouverts en partie par les fibres mésodermiques du pédoncule; mais j'ai pu cependant les suivre très loin du fond du calice. Ils sont toujours faciles à distinguer à la partie supérieure du pédoncule, parce qu'ils s'écartent peu à peu les uns des autres suivant les contours de l'infundibulum primitif du sommet du pédoncule. Ces six cordons représentent évidemment dans le pédoncule de la larve phytocrinoïde les six canaux disposés de même que l'on observe dans le pédoncule des Pentacrines et des autres Crinoïdes fixés. Au moment où ils commencent à diverger, les cinq cordons périphériques se renflent, et chaque renflement se montre formé de cellules arrondies. Ces cinq renflements (*pl.* IX, *fig.* 82, *o*) sont les rudiments des chambres de l'organe cloisonné (1), dont l'apparition est ainsi très précoce, et qui sont, par conséquent, d'origine entodermique comme les cordons eux-mêmes. Ces chambres sont encore complètement closes et n'ont aucun rapport avec les organes contenus dans le calice. Tout autour de la région occupée par les rudiments de l'organe cloisonné, le fond du calice se creuse en un infundibulum dont les parois sont elles-mêmes formées de cellules mésodermiques sphéroïdales non différenciées. Cet infundibulum se différenciera peu à peu de manière à former la partie centrale du système nerveux (même figure, N). Cette partie centrale, en forme de coupe, qui se trouve ainsi différenciée dans un tissu mésodermique (2), constitue la paroi de l'organe cloisonné.

Il suit de là, en résumé, que le mésoderme ne fournit exclusivement

(1) Voir dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 18 février 1884.

(2) Voir la note que j'ai publiée le 6 février 1885 dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences.

à l'organe cloisonné que son enveloppe extérieure, c'est-à-dire la partie centrale du système nerveux, et que l'entoderme donne naissance aux parois propres des cinq poches qu'on observe à l'intérieur de l'organe. Ces poches demeurent distinctes l'une de l'autre sur tout leur pourtour, et sont soudées seulement par leur paroi externe à l'enveloppe nerveuse. Au point de vue embryogénique, comme au point de vue physiologique, l'organe cloisonné n'est donc pas, à proprement parler, un organe, mais bien le résultat de l'emboîtement l'un dans l'autre de deux organes, l'un nerveux d'origine mésodermique, l'autre en rapport, comme nous le verrons, avec la circulation de l'eau et d'origine entodermique. De la région occupée au fond du calice par ces organes rudimentaires, partent plusieurs traînées de cellules qui remontent plus ou moins loin le long des parois du calice, presque toujours immédiatement au-dessous du feuillet péritonéal. Ces traînées de cellules non différenciées, évidemment mésodermiques, sont la première indication du travail génésique qui doit conduire à la formation des bras ; on peut les considérer comme des bourgeons cellulaires remontant de la base du calice jusqu'à l'anneau ambulacraire (1). A partir de ce moment, le travail de formation des bras se complique, car l'organe à former ne contient pas moins de trois cavités superposées dont chacune a des parois d'origine différente. L'étude du mode de formation de ces parties nouvelles appartient à la phase suivante.

Ces traînées cellulaires de fort inégales dimensions sont représentées sur les figures 17 (*n*), 24 (*n*), 25 (*n*) et 84, *mf* de ce mémoire.

Dans la première partie de sa longueur, à partir de la base du calice,

(1) C'est ce que je disais dans un passage de ma note du 18 février 1884, qui ne paraît pas avoir été bien saisi par Herbert Carpenter. Sans critiquer autrement ce passage, Herbert Carpenter dit, en effet, simplement : « Les bras ne se forment pas ainsi. » Ma description est ainsi conçue : « Des bourgeons cellulaires, partant du sommet de ces chambres, arrivent bientôt, en rampant le long des parois du corps, jusqu'au canal circumbuccal ; celui-ci forme un bourgeon au point de rencontre. » Peut-être Herbert Carpenter a-t-il supposé qu'il s'agissait ici de bourgeons externes comme ceux qui produisent les cirres ou les diverses divisions des bras ; mais la suite du passage ne pouvait laisser à cet égard aucune ambiguïté. On lit, en effet, immédiatement après la phrase que je viens de transcrire : « Les deux bourgeons se portent alors vers l'extérieur ; *la paroi du corps leur forme une sorte de coiffe*, et toutes ces parties grandissant ensemble finissent par constituer un bras. » Les mots soulignés ne permettent pas de douter que les bourgeons dont il s'agit se constituent dans l'épaisseur des parois du corps et non ailleurs.

l'axe péritonéal du pédoncule est immédiatement entouré par un certain nombre d'anneaux presque équidistants formés d'une substance protoplasmique contenant de nombreux noyaux. La substance protoplasmique de ces anneaux est en continuité par son bord interne avec celle qui constitue la base organique fibreuse du pédoncule. Dans l'exemplaire auquel se rapporte la figure 22, il existe quatre de ces anneaux. Les deux premiers ne s'étendent pas à une distance de l'axe péritonéal plus grande que leur propre hauteur, la distance qui les sépare l'un de l'autre et celle qui sépare le premier anneau du rudiment de l'organe cloisonné sont un peu supérieures à cette hauteur. Le second anneau est séparé du troisième par une hauteur plus grande encore ; la distance entre le troisième et le quatrième anneau redevient à peu près la même qu'entre le second et le troisième, de telle sorte que les quatre anneaux peuvent être considérés comme rapprochés par paires. Dans tout le reste du pédoncule, on trouve, en effet, des anneaux semblables disposés par paires, mais qui s'étendent, comme des planchers transversaux, d'ailleurs très incomplets, dans tout : la largeur du pédoncule. La largeur croissante du troisième et du quatrième anneaux nous acheminent vers cette dimension définitive. La distance des planchers appartenant à une même paire est à peu près constante et d'environ $0^{Mm},015$. La distance du plancher inférieur d'une paire au plancher supérieur de la paire suivante augmente à mesure que l'on s'éloigne de la base jusqu'à ce qu'elle ait atteint une valeur fixe qui est d'environ $0^{Mm},035$. Chaque plancher est formé par de nombreuses masses protoplasmiques distinctes, disposées sur un même plan, contenant un nombre variable, mais toujours assez grand *d'éléments nucléiformes*. De chaque masse protoplasmique partent des prolongements qui l'unissent non seulement aux masses voisines appartenant au même plancher, et aux masses protoplasmiques voisines appartenant au plancher de la même paire, mais encore aux masses constituant, soit le plancher inférieur de la paire immédiatement supérieure, soit le plancher supérieur de la paire immédiatement inférieure. Les prolongements protoplasmiques qui unissent les masses nucléiformes d'une même paire de planchers dessinent des mailles à peu près

arrondies ; celles qui vont d'une paire de plancher à l'autre forment au contraire des mailles allongées ; c'est à elles que la substance organique du pédoncule doit son aspect essentiellement fibreux. Dans le trajet d'une paire de plancher à l'autre, les filaments protoplasmiques peuvent s'anastomoser entre eux ; ces anastomoses sont surtout fréquentes à mi-chemin de deux planchers voisins, c'est-à-dire aux deux extrémités de l'article calcaire auquel appartiennent les deux planchers ; dans les endroits où elles se produisent, on aperçoit de nouveaux noyaux. Dans les articles du pédoncule complètement développé, ces planchers sont formés d'éléments moins distincts, plus petits, allongés suivant l'axe du pédoncule, ils occupent le milieu de la longueur de chaque article calcaire.

On continue à retrouver des éléments à peu près semblables, quoique plus petits et moins serrés, aux deux extrémités légèrement rétrécies de l'article, et des éléments de même nature sont irrégulièrement disséminés dans la longueur de l'article. Les éléments terminaux de deux articles consécutifs s'envoient réciproquement des prolongements protoplasmiques, mais ces prolongements ne présentent aucune différenciation particulière qui autorise à les considérer soit comme des muscles, soit comme des ligaments. Il n'en faudrait pas nécessairement conclure que le pédoncule de la larve phytocrinoïde ou cystidéenne soit nécessairement immobile ; rien ne prouve que la substance réticulée dont sa base organique est constituée ne soit pas douée, au moins dans ses prolongements protoplasmiques, d'un certain degré de contractilité.

Cette substance réticulée est remarquable ; on la retrouve, en effet, avec des caractères analogues dans l'axe calcaire des bras et des pinnules, et on peut la considérer comme le tissu formateur du squelette des membres de la Comatule, dont les éléments calcaires se déposent dans ses mailles. C'est dans l'intervalle qui sépare les planchers d'une même paire que se forment les anneaux calcaires plus épais qui constituent, en quelque sorte, la première assise des articles calcaires du pédoncule ; c'est de ces anneaux que partent les trabécules verticaux qui, réunis par des trabécules transversaux, achèveront de former l'article. Il semble donc que les masses

protoplasmiques nucléées soient véritablement les éléments formateurs du calcaire. Il ne faudrait cependant pas voir dans ce tissu un tissu spécialement affecté à la sécrétion du calcaire. Des spicules calcaires peuvent se former dans beaucoup d'autres parties du corps; j'en ai signalé dans les festons de la gouttière ambulacraire, dans les tentacules, dans le sac viscéral; Ludwig en a rencontré en grand nombre dans les trabécules conjonctifs de la cavité générale; on ne peut donc localiser la production du calcaire dans ce tissu; on peut dire seulement qu'il constitue le lieu d'élection de la production du calcaire en masse relativement compacte.

D'autre part, ce même tissu passe presque sans transition dans les bras, à ce que l'on nomme soit les *muscles*, soit les *ligaments;* c'est-à-dire qu'une simple différenciation d'une partie des prolongements protoplasmiques de masses nucléaires, d'ailleurs semblables aux autres, et reliées avec elles par des prolongements protoplasmiques ordinaires, suffit à constituer le tissu musculaire et le tissu ligamentaire dans les interstices desquels on ne trouve jamais de calcaire. Il conviendrait donc plutôt de considérer le tissu qui forme la base organique du squelette comme un tissu mésodermique peu différencié, susceptible de former soit une sorte de *tissu conjonctif*, caractérisé par la présence du calcaire, soit des *muscles*, soit des *ligaments*, là où le calcaire n'apparaît pas. Ce tissu n'est pas, à proprement parler, composé de cellules entièrement distinctes les unes des autres, ce n'est pas non plus une masse protoplasmique continue et parsemée de noyaux, un *syncytium;* c'est quelque chose d'intermédiaire.

Les masses protoplasmiques qui en forment la partie essentielle ne sont pas comparables à de simples cellules étoilées, puisqu'elles contiennent plusieurs noyaux; d'autre part, elles ne constituent pas des éléments indépendants, puisqu'un réseau protoplasmique continu unit chaque masse à toutes les autres. On doit plutôt voir en elles des agrégats de cellules étoilées dont les noyaux et une petite partie du protoplasma arrivent seuls à s'isoler et demeurent noyés dans une masse commune de protoplasme, qui s'unit elle-même aux masses voisines par des prolongements protoplasmiques dirigés dans tous les sens.

Nous pourrons d'ailleurs mieux préciser les caractères de ce tissu, quand nous aurons à étudier la structure des bras. Comme le pédoncule demeure revêtu par une même lame d'exoderme, on voit que le tissu squelettique du pédoncule s'étend entre une colonne entodermique constituée par l'axe péritonéal et un étui exodermique, conservant ainsi les rapports essentiels du mésoderme.

Les modifications histologiques des parties déjà formées vont être maintenant peu nombreuses ; mais certains organes vont cependant se modifier dans leur forme, des organes nouveaux vont apparaître : par suite de la formation des bras et des cirres, la larve cystidéenne va se transformer en larve phytocrinoïde.

C'est une nouvelle phase de l'évolution de la Comatule que nous avons maintenant à étudier.

TROISIÈME ET QUATRIÈME PHASES DE DÉVELOPPEMENT : DE L'APPARITION DES BRAS A LA RÉALISATION COMPLÈTE DE LA LARVE PHYTOCRINOÏDE; DE LA MISE EN LIBERTÉ DE LA JEUNE COMATULE A SON ÉTAT ADULTE.

Il est naturel, au point de vue de la théorie des phénomènes embryogéniques, de considérer comme un stade important du développement celui qui amène une larve de Comatule de l'état de cystidé à celui de crinoïde fixé, pourvu de bras et de cirres, et comme un autre stade la période pendant laquelle la jeune Comatule, déjà libre, mais non encore parfaite, acquiert successivement toute l'organisation de l'animal adulte. On précise ainsi d'une manière frappante les ressemblances successives que présentent les formes libres des Crinoïdes avec les formes fixées ; mais le retour de l'état fixé à l'état libre n'est pas, en général, pour les animaux une crise comparable à celle qui amène la transformation d'une larve libre en un animal fixé. Le genre de vie des Comatules libres n'est pas, au fond, très différent du genre de vie des Crinoïdes fixés ; aussi la rupture de leur pédoncule ne marque-t-elle aucun temps d'arrêt dans le développement

ultérieur de ces animaux. Cette rupture a lieu, tantôt plus tôt, tantôt plus tard, sans que cela tire aucunement à conséquence; la plupart des organes sont d'ailleurs déjà ébauchés et n'ont plus qu'à se multiplier ou à grandir. Traiter dans deux chapitres différents du développement des organes des Comatules, avant et après leur mise en liberté, serait rompre l'unité de notre exposition, au grand détriment de la clarté et de la concision.

La fin de la phase cystidéenne est nettement marquée par l'apparition des bras. Ces bras sont des *régions du corps* nouvelles; ils contiennent des organes importants, primitivement contenus tout entiers dans le corps de la larve cystidéenne qui persiste; étudier comment ils se forment, comment pénètrent dans leur intérieur les organes que l'anatomie y fait découvrir, c'est traiter une partie du sujet qui n'avait même pu être entamée dans la phase précédente. Après les bras apparaissent les cirres; ce sont des *membres* dont la larve n'avait encore aucun vestige, et pendant que ces transformations extérieures s'accomplissent, l'appareil reproducteur, le système ambulacraire, l'appareil d'irrigation, se montrent et se développent plus ou moins. Le commencement de la phase phytocrinoïde est donc aussi le début d'une foule de phénomènes qu'il y a lieu d'étudier à part, dans un chapitre spécial; mais au moment où elle se termine, les régions du corps, les membres, les organes qui doivent se former encore, ne sont que le développement ou la répétition de régions, de membres, d'organes déjà existants. Ce qui se passe ensuite n'offre rien d'absolument nouveau; ce n'est plus qu'une continuation, quelques mots suffisent pour expliquer comment se trouve réalisée la forme adulte, qu'il convient ensuite d'étudier en détail. Nous rechercherons donc, dans ce qui va suivre, comment naissent les régions du corps, les membres ou les organes nouveaux; nous étudierons les modifications importantes qu'ils subissent, sans nous préoccuper d'établir une démarcation entre l'état fixé et l'état libre. Le moment de la rupture du pédoncule sera pour nous un simple point de repère, comme le degré de développement des bras, le nombre de leurs pinnules, le nombre des cirres. Il est commode, en effet, de rapporter à ces signes extérieurs l'état de développement des organes, sans y attacher cependant trop d'im-

portance, car chaque système d'organe forme un tout indépendant dont l'évolution peut être avancée ou retardée par rapport aux autres, suivant les conditions extrinsèques ou intrinsèques relatives à chaque individu. Nous diviserons ce chapitre en paragraphes de la manière suivante :

1° Mode de formation et de développement des bras et des pinnules;

2° Mode de formation des cirres;

3° Rupture du pédoncule;

4° Transformations du tube digestif;

5° Développement du stolon et des rachis génitaux;

6° Développement du système ambulacraire et des appareils hydrophores;

7° Développement de l'appareil d'irrigation;

8° Développement du système nerveux.

Mode de formation des bras et des pinnules. — *Apparition, développement et division des bras.* — Sous leur première forme, bien nettement différenciée à l'extérieur, un bras se montre comme une saillie verticale, en forme de bouton, de la partie supérieure du calice. Cette espèce de bourgeon est exactement appliquée contre chacun des cinq grands tentacules buccaux primitifs. Les cinq boutons ainsi disposés sur le pourtour du calice sont toujours inégalement développés; ils sont creux. Dans l'épaisseur de leur paroi dorsale, appliqué contre son revêtement péritonéal, rampe le prolongement de l'une des cinq traînées de cellules mésodermiques modifiées qui partent du sommet du rudiment de l'organe cloisonné. Les cellules constituant ces traînées ne se distinguent pas, au sommet de chaque bouton, de l'amas de jeunes éléments qui le termine.

Comment se forment ces boutons? Si l'on jette les yeux sur les figures 15, 22 et 23, on voit, au niveau de la cloison *c*, dans l'espace compris entre les deux orales les plus rapprochées du sommet du fer à cheval que forme le tube digestif, en face par conséquent du stolon génital, et à peu près à l'opposé de l'anus, se former une sorte de plicature longitudinale de la paroi du corps, qui semble rentrer vers l'intérieur, entre les deux lobes oraux. La portion de la paroi comprise entre les basales n'éprouvant pas un semblable plissement,

il en résulte la formation, au-dessous du pli, d'une sorte de bouton creux dont le sommet ne tarde pas à devenir légèrement saillant. La paroi de ce bouton n'est autre chose que la paroi même du corps à peine modifiée, et sa face interne présente, au-dessous du revêtement péritonéal, la traînée radiale de cellules mésodermiques jeunes qui se continue jusqu'à l'anneau ambulacraire. La cavité du bouton n'est autre que la cavité générale elle-même ; mais le bouton est, en quelque sorte, à cheval sur la cavité péritonéale supérieure ou périœsophagienne et sur la cavité péritonéale inférieure ou périviscérale. On voit, en effet (1), venir s'attacher presque exactement à son sommet la cloison de séparation de ces deux cavités, cloison mixte, comme on sait, formée par l'adossement du sac péritonéal supérieur avec le sac péritonéal inférieur. Cette cloison est encore manifestement formée de deux feuillets qui demeurent accolés depuis la paroi du corps jusqu'à l'intestin, mais se séparent en arrivant à l'intestin. L'un d'eux se réfléchit sur la paroi interne de l'intestin et contribue ainsi à limiter intérieurement la cavité périviscérale; l'autre glisse sur la surface supérieure de l'intestin, se rabat sur la surface interne pour limiter extérieurement la cavité infundibuliforme qui entoure l'œsophage, et se prolonge finalement entre le stolon génital et le sac stomacal. On remarquera que l'intestin s'est développé en s'insinuant entre les deux feuillets de la cloison mixte, de manière à n'avoir pas à refouler devant lui le feuillet péritonéal, et à venir s'accoler à travers le mésoderme contre la partie exodermique du corps dans laquelle se trouve enfin l'anus.

L'anus étant postérieur et interradial, les cinq paires de bras peuvent être ainsi désignées: 1° paire antérieure, exactement opposée à l'anus; 2° paire droite antérieure; 3° paire droite postérieure; 4° paire gauche postérieure ; 5° paire gauche antérieure.

Il suit de ce que nous venons de dire, que la première paire de bras ébauchée est la paire droite antérieure. Cette paire garde dans la suite du développement une avance sensible sur les autres. Les figures 17 et 18

(1) Pl. II, fig. 15, et Pl. III, fig. 22 et 23.

montrent d'ailleurs que les bras ne se développent pas également. Ils demeurent longtemps très inégaux, et on ne peut pas les considérer non plus comme disposés sur un même tour de spire sur lequel ils naîtraient successivement, soit en descendant, soit en montant. Sur la figure 18, en effet, c'est la paire droite antérieure qui est le plus développée; puis vient la paire opposée, c'est-à-dire la paire gauche postérieure; ensuite la paire antérieure proprement dite; en quatrième lieu la paire droite postérieure, et enfin la paire gauche antérieure. Si l'on réunit tous les bras sur deux tours de spire d'une hélice, on peut dire qu'en partant de la paire droite antérieure les paires de bras se développent successivement de manière à être séparées chacune de 2/5 de tour de la paire suivante.

Les paires de bras sont désormais représentées chacune par un *bourgeon radial* qui grandit en remontant verticalement et s'accole par sa face interne avec le grand tentacule primitif correspondant. Le bourgeon dépasse bientôt latéralement le tentacule et grandit autour de sa base, de manière à former une sorte de gouttière creusée du côté interne, et qui est entièrement remplie par le tentacule. Chaque bourgeon ainsi élargi est comme tronqué à son extrémité libre que dépasse le tentacule (*fig.* 16, B); les deux angles de la troncature sont arrondis, et les jeunes cellules qui les constituent prolifèrent plus activement que les cellules du bord lui-même. Il en résulte que les deux angles s'allongent bientôt chacun en un bourgeon qui grandit dans une direction oblique. Le bord libre du bourgeon radial formant ainsi le fond d'une sorte de fourche comprenant entre ses deux branches le grand tentacule auquel le bourgeon est accolé. Les deux bourgeons qui forment les deux branches de la fourche sont les *bourgeons brachiaux*.

Pendant que le bourgeon radial grandit, avant que son extrémité libre ne se divise en deux lobes, le tentacule radial a grandi de manière à le dépasser toujours de la même quantité; la portion de sa longueur couchée dans la gouttière du bourgeon radial se transforme ainsi peu à peu en un canal de la longueur du bourgeon qui devient le *canal ambulacraire radial;* en s'allongeant avec le bourgeon radial, ce canal fournit d'abord deux bourgeons latéraux symétriques qui se dirigent vers les angles libres du

bourgeon radial et s'allongent en deux tentacules à peu près symétriques qui en produisent eux-mêmes successivement deux autres plus petits, sur le côté de leur base tourné vers le calice; un peu plus tard, le même phénomène se renouvelle; le bourgeon radial porte donc de chaque côté deux groupes de trois tentacules évidemment analogues aux triades de tentacules des bras ; il est toujours terminé par le tentacule radial qui demeure unique (*fig.* 89 et 90). Enfin s'accusent nettement les deux branches du bourgeon radial jusque-là indivis, qui doivent former les deux bourgeons brachiaux. Les bourgeons qui se produisent à la base du tentacule radial cessent de dépasser les bourgeons brachiaux, mais continuent à produire peu à peu latéralement, à l'aide de bourgeons nés de chaque côté du bourgeon médian, des triades de tentacules, dont le plus grand tentacule tourné vers le sommet du bras est toujours le premier constitué et semble produire les autres à sa base. Toutefois, les petits tentacules naissent désormais plus vite à la base du grand, de telle sorte qu'au début on ne trouve pas entre les tentacules d'une même triade les différences de longueur qu'on observait sur le bourgeon radial.

La formation des triades sera encore plus rapide à partir de l'apparition des pinnules, si bien que chaque bourgeon se divisera en trois presque aussitôt après sa formation, comme je l'ai indiqué dans mon mémoire de 1873. Il y a là un excellent exemple de cette *accélération des phénomènes embryogéniques* qui joue un si grand rôle dans les modifications que présente le développement d'animaux appartenant à un même groupe, et sur l'importance de laquelle j'ai longuement insisté dans mon livre *Les Colonies animales*.

Lorsque les bourgeons brachiaux auront ainsi fourni, tout en s'allongeant, un certain nombre de triades de tentacules, ils vont commencer à produire des pinnules. William Carpenter a déjà décrit en 1865, et je l'ai fait moi-même de nouveau en 1873, comment le bourgeon brachial, se divisant alternativement à droite et à gauche, produisait successivement les pinnules alternantes qu'il supporte, qui ne sont, chez l'*Antedon rosacea*, que de courtes ramifications du bras lui-même, mais peuvent, chez d'autres

espèces, grandir et constituer de véritables bras qui portent à leur tour des pinnules.

Structure des bourgeons brachiaux. — Développement du canal tentaculaire, des cavités dorsale et ventrale. — Pour suivre plus complètement ce phénomène, il est maintenant nécessaire de décrire plus en détail la constitution des bourgeons eux-mêmes. En devenant le canal radial d'où naissent ensuite les canaux brachiaux, le tentacule radial couché dans la gouttière du bourgeon radial n'est pas complètement enveloppé par lui; la portion supérieure de son épithélium demeure à découvert tout le long de la gouttière. Les cellules de la bande épithéliale ainsi limitées se modifient légèrement, s'allongent perpendiculairement à la surface, produisent des cils vibratiles et forment ainsi l'épithélium de la gouttière brachiale ou gouttière ambulacraire, continue avec l'épithélium vibratile du plancher buccal et de l'œsophage. Cet épithélium se continue sans interruption sur les groupes de tentacules qui naissent latéralement; mais il demeure toujours bien distinct de l'épithélium des festons qui bordent la gouttière ambulacraire. Il résulte, d'ailleurs, du mode de formation des bourgeons radiaux que l'épithélium de ces festons est d'origine exodermique, tandis que l'épithélium de la gouttière ambulacraire et celui des tentacules peuvent avoir une origine différente. Dans sa partie enfermée dans la gouttière radiale, les parois du tentacule conservent d'ailleurs les trois couches qui le constituent, et ces trois couches se soudent à la paroi du bourgeon qui s'est creusé en gouttière et qui comprend elle-même trois couches : 1° une lame exodermique; 2° une couche mésodermique; 3° la lame que Götte appelle entodermique. Les deux parois ainsi soudées forment la cloison de séparation entre le canal tentaculaire et la partie radiale de la cavité ventrale du bras; cette cloison contient donc des éléments de six origines différentes, en partie confondus, à la vérité, mais dont il est nécessaire de tenir compte, si on veut expliquer dans tous leurs détails les phénomènes du développement et les connexions des parties. Parmi ces couches, il en est une de particulièrement importante, c'est la couche mésodermique fournie par la paroi creuse de la gouttière radiale. Cette couche résultant du reploiement de la paroi primitive

du corps est en effet continue avec la couche mésodermique qui deviendra le cordon nerveux axial du squelette; il est donc naturel qu'il y ait toute une bande nerveuse appliquée contre la paroi inférieure du canal tentaculaire, ou, si l'on veut, contenue dans la cloison qui sépare ce canal du canal ventral des bras. On peut appeler cette bandelette nerveuse, assez difficile à voir chez les Comatules adultes, mais dont nous aurons plusieurs fois à signaler les connexions, du nom de *nerf sous-ambulacraire*.

Dans mon mémoire de 1873, j'ai figuré (1) des apparences qui m'avaient fort embarrassé, et sur la nature desquelles je vais pouvoir me prononcer. Sur les jeunes individus qui avaient principalement servi à mes études, je trouvai constamment le canal tentaculaire marqué de bandelettes verticales, semblables à des replis annulaires de la paroi. J'avais d'abord pensé que ces replis étaient analogues à ceux que forment les valvules des vaisseaux lymphatiques des mammifères; mais je ne les avais jamais vus pénétrer à l'intérieur du canal; je n'avais présenté qu'avec les plus grands doutes cette hypothèse, et, faute d'avoir fait des coupes, je n'avais pu me rendre compte de la position exacte de ces bandelettes. On retrouve déjà ces bandelettes sur la paroi du canal ambulacraire de larves phytocrinoïdes dont les bourgeons radiaux viennent à peine de se diviser, et l'on peut constater sur des coupes convenables (2) que ces bandelettes partent de la zone moyenne de la cloison de séparation entre le canal tentaculaire et la cavité ventrale, contournant extérieurement la paroi du canal tentaculaire, puis, arrivées au-dessus de ce canal, se partagent en deux moitiés déjà indiquées plus bas, ce qui donne à la bandelette l'apparence d'un repli. Ces deux moitiés se dirigent, l'une vers le sommet, l'autre vers la base du bras, et contribuent ainsi à former la couche si finement fibreuse dans laquelle Ludwig a vu avec raison un nerf qu'il compare au nerf ambulacraire des autres Échinodermes. Les bandelettes verticales ne sont donc que des connectifs unissant le nerf sous-ambulacraire au nerf signalé par Ludwig, et

(1) Archives de zoologie expérimentale, t. II, pl. III, fig. 10, *k*. Voir aussi page 58.
(2) Planche IX, figure 78, *z*.

qui doit être désormais appelé *nerf sus-ambulacraire*. Nous verrons plus tard quel est le mode de distribution et la fonction de ces nerfs; mais on peut dès à présent retenir que le système nerveux fondamental, celui dont toutes les autres parties décrites comme ayant plus ou moins qualité de centres nerveux ne sont que des dépendances, c'est le système nerveux développé autour de l'organe cloisonné et contenu dans l'axe calcaire des bras. C'est là, en conséquence, l'appareil qui doit servir de base à toutes les spéculations morphologiques. Les autres parties sont subordonnées, et on ne voit dans aucun embranchement du Règne animal les centres nerveux typiques passer au second plan et céder la place à des nerfs secondaires. Nous utiliserons plus tard cette conclusion.

Dans les bourgeons brachiaux, le rudiment du canal ambulacraire est de nouvelle formation, comme toutes les autres parties. Chaque bourgeon se termine donc par une masse d'éléments jeunes, à peine différenciés, et qu'on ne saurait distinguer entre eux. Il n'y a pas lieu d'y rechercher tout d'abord les diverses parties qui existent déjà toutes différenciées dans le bourgeon radial dès sa formation. Il est vraisemblable cependant que tous les éléments constitutifs du bourgeon radial prennent part à la formation des bourgeons brachiaux; tout au moins les éléments non spécialisés qui constituent ces bourgeons doivent-ils se différencier plus tard de manière à ramener la structure de toutes les parties des bras au même type. La première partie qui apparaît nettement spécialisée est le canal tentaculaire. Il se montre dans les coupes (*pl.* X, *fig.* 91 *ct*) comme un tube à section circulaire à parois épaisses, formées d'une seule couche de cellules plus grandes et plus distinctes que les cellules voisines. La lumière du tube est extrêmement petite. La section du bras a l'apparence d'une ellipse dont un des sommets correspondant à la gouttière ambulacraire serait légèrement aplati. La section du tube ambulacraire a un diamètre un peu supérieur au quart du diamètre de la section du bourgeon; elle est très rapprochée du sommet aplati de cette section, complètement enfermée dans le tissu même du bourgeon, mais recouverte seulement d'un seul rang de cellules dans la partie correspondante de la gouttière ambulacraire. Les cellules jeunes qui forment

cette rangée sont presque carrées, plus petites que les cellules propres du canal ambulacraire, et sont plus nettes que les autres cellules du bourgeon; elles ne sont que la partie affleurant au dehors d'une couche continue de cellules semblables qui revêt complètement le tube ambulacraire, formant ainsi la première boucle d'un huit dont la seconde boucle est formée de cellules semblables limitant une cavité d'un diamètre un peu plus grand que celui du tube ambulacraire. Cette cavité, indécise tout près du sommet du bourgeon, n'est autre chose que le rudiment de la cavité ventrale du bras.

A ce moment la cavité dorsale n'existe pas encore, même en rudiment, et tout le reste du bourgeon, qui est plein, est formé de cellules arrondies, dont quelques-unes commencent à émettre des prolongements protoplasmiques. Le bourgeon brachial ne contient donc, comme je le représentais en 1873 (1), que le rudiment du canal tentaculaire et une cavité unique représentant la cavité ventrale, prolongement de la cavité périœsophagienne. Cette cavité est tapissée par un épithélium issu du sac péritonéal supérieur comme celui des tentacules et de la gouttière ambulacraire. Il est donc tout naturel que ces trois épithéliums se différencient simultanément.

La figure 92 représente une coupe dans une partie un peu plus développée d'un bourgeon brachial dépendant du même bourgeon radial que celui de la figure 91. La cavité ventrale s'est agrandie; la couche de cellules, qui la sépare de la paroi du canal tentaculaire, s'est amincie de manière à ne plus former qu'une simple membrane parsemée de noyaux saillants. Au-dessous de la cavité ventrale, un goupe de cellules plus grandes que leurs voisines représente le premier rudiment de la cavité dorsale des bras. On aperçoit enfin de chaque côté du canal ambulacraire un *corps sphérique*. Ces deux corps sont inégalement développés. Celui de gauche est formé d'un certain nombre de cellules à peine plus grandes que les autres cellules embryonnaires, dont le protoplasme ne contient qu'une seule gouttelette très réfringente et très vivement colorée, et à partir de laquelle on

(1) Archives de Zoologie expérimentale, t. II, pl. IV, fig. 17 et 18.

trouve tous les passages entre les cellules embryonnaires normales et des cellules dont tout le protoplasme est remplacé par un globe de cette nature, présentant en général une saillie plus réfringente encore. Ces globes irréguliers sont séparés les uns des autres et libres; le groupe qu'ils forment s'enferme peu à peu dans une sorte de kyste et constitue alors un *corps sphérique* complet. J'ai répété souvent cette observation d'autant plus facile que dans les préparations à l'éosine, décolorées par l'exposition à la lumière, les gouttelettes réfringentes demeurent seules d'un rouge vif et sont reconnaissables dès leur première apparition. Je n'ai rien vu qui oblige à croire qu'il s'agisse ici du développement d'un parasite (*Zooxanthelle*), plutôt que du dépôt à l'intérieur des cellules d'une substance spéciale qui s'y accumulerait par un procédé tout semblable à celui par lequel la graisse s'accumule dans les cellules du tissu adipeux.

Jusqu'ici la surface ventrale du bourgeon est convexe ; mais à mesure qu'il s'allonge, les deux bords s'élèvent de manière à limiter une gouttière très étroite, puis se lobent et se découpent de manière à former les rudiments des triades de tentacules, là où pénètre un diverticulum du canal tentaculaire, et les festons de la gouttière ambulacraire dans l'intervalle.

Dans la partie correspondante des bras, les diverses cavités ventrales et dorsales s'accusent davantage. Nous avons vu que la cavité ventrale se différenciait la première, et qu'au-dessous d'elle un groupe de plus grandes cellules était la première indication de la cavité dorsale. Ces cellules sont disposées en une double rangée concave du côté ventral ; elles forment le fond de la cavité ventrale qui a commencé à apparaître, et constituent, en somme, une sorte de gouttière à concavité ventrale (1). Seulement elles ne sont pas disposées d'une façon absolument régulière, et sur les coupes on voit souvent trois ou quatre d'entre elles s'empiler de manière à aller rejoindre le plancher supérieur de la cavité ventrale, qu'elles oblitèrent presque entièrement. La cavité s'agrandissant, ces cellules s'étirent en fuseau et s'écartent les unes des autres sans cesser de demeurer réunies

(1) Planche X, fig. 92, *cd*.

par des filaments protoplasmiques : la plus élevée reste adhérente à la voûte de la cavité; les autres sont emportées aux extrémités de la gouttière qui continue à former au fond de la cavité ventrale comme les cellules dont il était question tout à l'heure. La cavité sous-tentaculaire se trouve ainsi traversée par des trabécules protoplasmiques obliques, qui se disposent de manière à former une sorte de cloison incomplète séparant de la partie contiguë au canal tentaculaire une autre partie en forme de gouttière tapissée dans le fond par un épithélium régulier de grandes cellules tout à fait différentes de celles qui revêtent le reste de la paroi (*fig.* 97). Dans les premiers temps de sa formation, cette cloison est souvent reliée par des trabécules médians au plancher inférieur du canal tentaculaire; mais on ne peut voir dans ces trabécules verticaux les rudiments de la cloison longitudinale qui divisera plus tard en deux autres la cavité ventrale des bras; ils sont, en effet, très irrégulièrement développés et disparaissent plus tard. Dans les phases suivantes on trouve presque toujours la cloison horizontale régularisée, complète ou à très peu près, libre de toute attache avec la voûte de la cavité ventrale, qui est grande et indivise jusqu'à une époque assez avancée du développement des bras.

La cavité dorsale, placée au-dessous de la cloison et dont le fond continue a être tapissé d'un épithélium spécial, demeure au contraire très petite (1). Il est impossible de la reconnaître nettement par transparence. Cette formation tardive de la cavité dorsale des bras, son état primitivement incomplet, ses faibles dimensions, expliquent comment elle n'a été aperçue ni par Wyville Thomson, ni par moi sur de jeunes animaux ou de jeunes bras, et comment je me suis trouvé momentanément en désaccord à ce sujet avec William Carpenter. Je ne pouvais imputer entièrement ce désaccord à la méthode d'observation par transparence, qui m'avait donné des résultats trop nets pour être jamais identifiable avec ceux non moins nets obtenus par William Carpenter au moyen de coupes. Je fus ainsi conduit

(1) Planche X, figures 93, 94, 95, 96, 98; — *cd.*

à reprendre, en 1877, l'étude des jeunes Comatules par cette dernière méthode d'investigation, et je constatai dès lors que les bras n'atteignent que lentement à la structure compliquée qu'ont signalée tous les auteurs. A diverses reprises, depuis cette époque, j'ai fait allusion à ces métamorphoses des bras des Comatules; mais personne, jusqu'ici, n'avait repris cette question. On remarquera que la cloison longitudinale incomplète qui sépare en deux la cavité ventrale n'existe pas encore, et que de même il n'existe rien de comparable à la cavité génitale, dont l'origine est, en effet, toute particulière. Les bras ont donc encore d'importantes étapes à traverser avant d'arriver à leur organisation définitive.

La partie solide du bourgeon, celle dans laquelle se trouve le calcaire, demeure elle-même longtemps homogène, et l'on ne commence à y voir des traces de différenciation du système nerveux que bien après la formation de la cavité dorsale. Le mode de différenciation du système nerveux demeure d'ailleurs des plus simples; s'il est constitué autour de l'axe péritonéal du pédoncule, de l'organe cloisonné et le long des parois du corps de la larve cystidéenne par une multiplication active, suivie de différenciation, des cellules mésodermiques, il n'est bien réellement représenté tout d'abord dans le bourgeon brachial que par la partie de ce bourgeon non envahie par le calcaire. C'est ce mode de formation qui m'avait empêché, en 1873, de le reconnaître pour un système nerveux, et Ludwig, en 1877, a été arrêté comme moi par ce mode de formation du cordon axial du squelette; c'est seulement par l'étude de sa différenciation ultérieure et des connexions définitives qu'il contracte qu'on est conduit à ne plus douter qu'il ne serve à établir des rapports étroits entre les diverses parties de la Comatule.

Histologie des bras nouvellement formés. — Dans un bras qui a atteint le degré de développement représenté dans les figures 91, 92 et 95, on peut déjà suivre assez loin la différenciation histologique, et il est intéressant de le faire à cette époque, parce qu'on peut saisir entre les divers éléments des bras et les éléments correspondants du calice des rapports que la complication croissante des parties masquera plus tard.

Vers l'extrémité des bourgeons telle qu'on la voit en coupe dans les

figures 91 et 92, on peut constater que l'épithélium qui borde la cavité sous-tentaculaire se prolonge au-dessous du canal ambulacraire pour lui former un revêtement présentant de nombreux noyaux saillants ; là, au moins, il est donc permis de dire que le canal ambulacraire présente une double enveloppe ; c'est cette double enveloppe que j'ai représentée en 1873, planche III, figure 10, de mon Mémoire, dans la partie inférieure du canal vu de profil ; mais cette double enveloppe ne se continue pas sur tout le pourtour du canal, et résulte simplement de la superposition, dans cette région, de deux parois distinctes, celle de la cavité ventrale du bras, et celle du canal ambulacraire. Entre ces deux parois, on aperçoit de bonne heure des cellules mésodermiques ; il existe, d'ailleurs, de pareilles cellules tout autour du canal ambulacraire, notamment entre la paroi propre de ce canal et l'épithélium de la gouttière ambulacraire. Les parois du canal ambulacraire sont épaisses et formées de cellules aussi hautes que larges, serrées les unes contre les autres, de la forme d'un épithélium typique. A mesure qu'on se rapproche de la base des bras, cet épithélium s'amincit, les cellules qui le composent perdent de leur netteté, et bientôt, elles ne forment plus qu'une membrane mince, parsemée de nombreux noyaux fusiformes ou étoilés, en un mot, semblable à celle qui forme la paroi interne des tentacules.

Développement de l'appareil musculaire. — Cependant, à la place du revêtement mésodermique, au-dessous de l'épithélium de la gouttière ambulacraire, on aperçoit des fibres longitudinales brillantes, fortement colorées par l'éosine (*fig.* 97, ξ) ; elles constituent la bandelette musculaire que j'ai décrite en ce point en 1873, et qui a été si diversement interprétée par Semper, Greeff, Teuscher et Ludwig. Ces fibres musculaires longitudinales ne sont pas spéciales à la face supérieure du canal ambulacraire radial. Il en existe aussi sur sa face inférieure, qui sont séparées en deux bandes bien distinctes et qui sont probablement ce que Jickeli considère comme un troisième système nerveux. Ces fibres sont parallèles entre elles, mais ne forment qu'une seule couche. A la base des bourgeons brachiaux, cinq ou six d'entre elles se séparent des autres, se projettent latéralement et pénètrent dans le bourgeon pour contribuer à former le re-

vêtement musculaire de la face inférieure du canal ambulacraire brachial. Ainsi là encore se poursuit la continuité de l'appareil musculaire ambulacraire, continuité sur laquelle nous avons déjà insisté en décrivant l'appareil musculaire de la larve cystidéenne. Au-dessous de la couche musculaire, l'épithélium intérieur, qui plus tard deviendra peu distinct, est encore formé d'éléments très apparents et très réguliers; les deux couches de fibres musculaires ventrale et dorsale sont réunies comme d'habitude, dans le canal radial, par des fibres qui traversent la lumière du canal (*fig.* 89, *ct*, ξ); mais, dans les canaux ambulacraires brachiaux où la couche musculaire ventrale est la seule développée, ces fibres font encore défaut. L'origine de ces fibres qui courent sur la face inférieure du canal ambulacraire confirme d'une manière remarquable ce que nous disions de l'origine mésodermique des fibres musculaire de la larve cystidéenne.

Si l'on examine les figures 67 et 68 de ce mémoire, on voit en χ, à la hauteur de l'anneau ambulacraire buccal, plusieurs groupes de cellules mésodermiques évidemment en voie de prolifération. Un certain nombre de ces cellules envoient vers la face dorsale du canal tentaculaire un prolongement protoplasmique qui n'est autre chose qu'une fibre musculaire de renforcement venant s'ajouter à celles que présentait d'abord le tentacule radial. Or, nous avons vu que les fibres dorsales du canal ambulacraire radial se prolongeaient simplement sur les canaux ambulacraires brachiaux, sans que sur la longueur de ces canaux il fût possible, au moins à l'âge dont nous nous occupons, de constater l'existence de cellules en train de se transformer en fibres, les fibres apparaissant d'ailleurs brusquement à un certain niveau. Il y a donc lieu de penser que les volumineux amas de jeunes cellules mésodermiques qui, à l'époque où les bourgeons radiaux viennent de se bifurquer pour former les bourgeons brachiaux, se trouvent au voisinage de l'anneau ambulacraire buccal sont le point de départ des fibres dorsales du canal ambulacraire brachial. Ces fibres se formeraient ainsi comme les fibres mêmes des tentacules buccaux.

Les muscles moteurs des segments calcaires des bras apparaissent, indépendamment du système de fibres musculaires que nous venons de dé-

crire. Les premiers qui se montrent sont situés entre la première radiale et les basales correspondantes. Ils sont d'abord formés d'un petit nombre de fibres courtes qui se montrent bifurquées à leurs deux extrémités dès qu'elles ont acquis une certaine longueur. Entre ces fibres et le tissu conjonctif des bras, on n'observe pas de transition ; au contraire, dans les faisceaux de fibres encore courtes et inégales que présentent les régions des bras nouvellement formées, les fibres les plus courtes sont toujours les plus rapprochées de la paroi de la cavité dorsale ; entre elles et le revêtement entodermique de la cavité dorsale du bras, il y a toujours un amas de cellules jeunes dont les plus rapprochées des fibres bien développées sont nettement fusiformes et allongées en fibres à leurs extrémités. Plus exactement, ce sont de véritables fibres lisses présentant un gros noyau ovoïde vers le milieu de leur longueur, tandis que les fibres complètement développées manquent de noyau.

La transformation des cellules en fibres ne s'effectue pas d'ailleurs par une simple élongation des deux extrémités de la cellule ; celle-ci commence par prendre la forme ovoïde, puis, tout le long d'un de ses méridiens, son protoplasme se différencie et forme une sorte de fuseau qui demeure en contact avec le noyau et contraste par sa réfringence, son aptitude à se colorer et l'absence de tout granule à son intérieur, avec le reste du protoplasme de la cellule. Ce ruban s'allonge par ses deux extrémités, tandis que le protoplasme non différencié disparaît peu à peu ; le noyau demeure quelque temps adhérent à la jeune fibre, puis se résorbe à son tour. Le développement de la fibre n'est d'ailleurs pas encore complet ; elle se divise ensuite longitudinalement de manière à donner naissance à plusieurs fibres qui se disposent sur une surface courbe comme si elles étaient les génératrices d'une même portion de cylindre ; les deux extrémités de chaque groupe de fibres issu d'une même cellule, apparaissent donc comme des arcs de cercles. Ces extrémités d'abord libres, finissent par entrer en connexion directe ou médiate avec les éléments conjonctifs multinucléés autour desquels se dépose la substance calcaire et dont les fibres semblent dès lors n'être qu'une dépendance.

Les trabécules musculaires qui traversent les canaux ambulacraires brachiaux, radiaux et péribuccal présentent des transformations analogues que l'on peut suivre en examinant une coupe longitudinale d'un bourgeon brachial du sommet à la base. Ce sont d'abord, nous l'avons vu, de simples filaments protoplasmiques issus d'une cellule mésodermique traversant la lumière du canal et se repliant en général au-dessus de sa surface ventrale pour prendre part à la formation du revêtement musculaire de cette surface. En général, il existe un noyau vers le milieu de la longueur du filament. (*pl.* VII, *fig.* 66 et 67; *pl.* IX, *fig.* 87, ε). Parfois, une même cellule mésodermique donne naissance à deux de ces filaments. Peu à peu ces filaments s'élargissent, en général dans un plan perpendiculaire à la direction du canal, et leur noyau devient de moins en moins saillant ; la cellule mésodermique à laquelle ils sont reliés s'atrophie également peu à peu ; en même temps on voit apparaître à la surface élargie du filament de fines stries parallèles à sa longueur, qui s'accusent de plus en plus et finissent par le diviser en fibres parallèles. Vu à un fort grossissement, avec l'objectif 8 de Vérick, par exemple, chaque trabécule paraît enveloppé d'une délicate membrane présentant des points plus fortement colorés que l'on prendrait pour des noyaux. La membrane serait alors un épithélium enveloppant le trabécule, et la présence de cette membrane pourrait s'expliquer par le reploiement autour du trabécule de la membrane interne du canal d'origine entodermique ; mais si l'on se reporte au mode de formation des fibres musculaires motrices des bras, on est conduit à penser que cette apparence d'épithélium pourrait bien n'être qu'une couche non différenciée du protoplasma dans lequel le faisceau de fibres s'est développé. Quand le faisceau est arrivé à cet état, le gros noyau qu'on observait d'abord à sa surface est parfois encore visible, mais la cellule mésodermique adhérente à la paroi externe ou dorsale du canal a disparu.

Cette cellule était reliée par de fins prolongements protoplasmiques avec un certain nombre de cellules du mésoderme. Le faisceau de fibres conserve ces connexions ; on voit, de sa base, partir deux ou trois fibrilles moins faciles à colorer que les fibres nucléaires, et qui se rendent à de belles

cellules ovoïdes, ordinairement bipolaires, dans lesquelles on distingue un noyau pâle et un nucléole plus coloré. Ces cellules et leurs prolongements forment à la surface externe du canal un réseau dont les filaments se relient par de nouveaux prolongements aux cellules multipolaires, si nombreuses dans l'épaisseur des parois du corps, et à de remarquables cellules bipolaires dont le rôle important apparaîtra bientôt. Les trabécules de l'anneau ambulacraire péribuccal continuent, du reste, à servir d'insertion aux fibres musculaires longitudinales des tentacules buccaux.

En parlant du développement de la larve cystidéenne, nous n'avons pu qu'émettre une hypothèse sur l'origine des filaments qui traversent la cavité des canaux ambulacraires ; l'étude du développement des bourgeons brachiaux permet de résoudre la question que nous avons dû laisser d'abord indécise à cause de la formation précoce de l'anneau ambulacraire péribuccal, de la petitesse des larves au moment où il apparaît, de la simultanéité de développement de toutes les parties, et aussi, sans doute, parce que, dans les coupes que nous avons pu faire, nous n'avons pas eu la bonne fortune de rencontrer l'âge précis où il est possible de se rendre compte des rapports de toutes les parties.

La plupart des difficultés disparaissent par l'étude des bourgeons brachiaux. En suivant dans ces bourgeons le canal ambulacraire de la base au sommet, on voit, en effet, les trabécules se multiplier peu à peu, en même temps que le renflement très petit qu'ils présentent dans les parties complètement développées prend de plus en plus d'importance. Ce renflement, dans les parties les plus jeunes, revêt enfin l'aspect d'une cellule bipolaire, unie à chacune de ses extrémités, par l'intermédiaire d'un court filament, à une autre cellule à peu près semblable ; une fine ligne parsemée de noyaux, représentant la paroi entodermique du canal, sépare ces cellules bipolaires de celles à qui elles s'unissent par leurs deux extrémités, et accuse tout à la fois leur nature mésodermique et celle des trabécules qui en proviennent. A mesure qu'on s'avance vers l'extrémité du bourgeon, tous ces éléments se rapprochent jusqu'au contact, et il devient impossible de distinguer ceux qui appartiennent à une couche plutôt qu'à une autre. Mais

la marche même de la différenciation ne peut laisser de doute sur la façon dont s'accomplit le développement. On peut, en toute certitude, formuler à cet égard les propositions suivantes :

1° Les trabécules fibreux ou faisceaux de fibres qui traversent les canaux ambulacraires ne sont pas de simples dépendances d'autres éléments anatomiques, mais sont réellement des éléments autonomes; 2° chaque faisceau fibreux a pour origine une cellule unique dont le protoplasma se décompose graduellement en fibres, et dont le noyau finit par disparaître ; 3° les cellules qui doivent former les trabécules et les cellules qui demeurent à l'extérieur du canal se forment à peu près simultanément par la division des éléments mésodermiques de nouvelle formation contenus à l'extrémité du bourgeon et dont quelques-uns s'insinuent entre les éléments entodermiques non encore réunis en membrane continue; 4° les éléments situés à la face inférieure du canal ambulacraire, ceux qui sont contenus dans le canal et ceux qui occupent sa face supérieure demeurant unis entre eux, il est extrêmement probable qu'ils ont une origine commune ; 5° cette origine ne peut être que la couche mésodermique contenue dans la partie de la paroi du corps repliée au-dessous du tentacule radial dans le bourgeon dont il occupe le sommet, en d'autres termes, la couche mésodermique qui enveloppe la face inférieure du canal tentaculaire.

Structure des parois du corps et du pédoncule. — La structure des parois du corps et celle du pédoncule se modifient peu durant cette phase. Seulement, toutes les parties ayant grandi, les trabécules protoplasmiques longitudinaux du tissu réticulé du pédoncule deviennent plus apparents ; les corpuscules figurés qu'ils contiennent, et qui présentent, outre un noyau bien net, de nombreuses granulations, sont manifestement reliés entre eux par de fins prolongements protoplasmiques. Le tissu réticulé de la paroi du corps ne diffère de celui du pédoncule que par une orientation moins régulière des trabécules protoplasmiques qui en sont la partie fondamentale.

Parmi les éléments qui méritent la plus grande attention, sont les

éléments mésodermiques différenciés qui enveloppent immédiatement l'axe péritonéal du pédoncule, le rudiment de l'organe cloisonné et ceux qui constituent les cinq cordons radiaux se rendant aux bras pour constituer finalement le système nerveux contenu dans l'axe squelettique. Autour de l'axe péritonéal, ces éléments sont maintenant de robustes cellules fusiformes, longues de 0 ^{Mm}, 016 et larges de 0 ^{Mm}, 002, pourvues d'un noyau ovoïde dont la coloration, sous l'action de l'éosine, est à peine plus intense que la forte coloration prise par le protoplasma lui-même. Ce noyau contient un nucléole brillant. A mesure qu'on se rapproche du rudiment de l'organe cloisonné, ces cellules se raccourcissent, sans cependant changer d'aspect, elles s'allongent de nouveau dans les cinq cordons radiaux, toujours situés dans le calice immédiatement au-dessous de la membrane péritonéale (*pl.* IX, *fig.* 81 et 84, *em*). Dans ces cordons, les cellules allongées sont ordinairement mélangées d'une forte proportion de cellules simplement ellipsoïdales.

L'ORGANE CLOISONNÉ, LE DÉVELOPPEMENT DES CIRRES. — L'organe cloisonné demeure fort simple jusqu'à l'apparition des cirres. Nous l'avons vu apparaître sous forme de cinq renflements cellulaires correspondant respectivement à l'un des cordons qui entourent le cordon axial prolongeant le stolon génital. Ces renflements se creusent chacun d'une cavité ; ils n'ont qu'à grandir en refoulant le tissu mésodermique qui les enveloppe pour former cinq poches qui s'accolent par leurs parois latérales en même temps qu'elles limitent un entonnoir central occupé par le prolongement du stolon génital issu du feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure, tandis que les cinq poches sont issues de son feuillet pariétal. A ces cinq poches correspondent exactement les cordons radiaux, origine du système nerveux, et qui semblent, à un premier examen, n'être que le prolongement de leur sommet, comme les tentacules d'un polype corallaire ne sont que le prolongement de ses loges. Les cinq poches s'allongent même dans la direction des cordons, comme si elles tendaient à pénétrer dans leur intérieur, mais elles demeurent toujours fermées dans cette direction et n'en-

voient aucun diverticulum dans l'axe calcaire des bras. Tout en s'accolant à ses voisines, chacune d'elles n'en conserve pas moins ses parois propres, et peut être considérée comme un organe distinct. Il n'en est pas de même de la chambre centrale autour de laquelle les cinq autres sont disposées. Cette chambre centrale, dont l'axe est occupé par l'extrémité inférieure du stolon génital et son prolongement pédonculaire, n'est que l'espace laissé libre autour du stolon par les cinq chambres qui n'arrivent pas jusqu'à lui, comme Herbert Carpenter l'a figuré pour le pédoncule des Pentacrines (1). Mais, chez les Comatules, les rapports du vaisseau axial des cirres avec les chambres sont tout autres que ceux figurés par l'auteur anglais chez les Pentacrines. Chez les Comatules adultes, ces rapports ont été décrits assez différemment; le nombre des cirres s'oppose alors, en effet, à ce que, à moins d'une grande attention, on puisse bien nettement déterminer leurs rapports ; ces difficultés n'existent pas encore quand les cirres commencent seulement à pousser, et il est facile de voir comment ils naissent. La figure 82 de la planche IX montre qu'à ce moment les éléments qui forment les parois propres des cinq chambres de l'organe cloisonné et ceux mêmes qui constituent le commencement des cordons se rendant aux bras ont des dimensions à peu près égales en tous sens ; leurs noyaux sont sphériques. Lorsque le bourgeon qui doit former un cirre apparaît, il ne se montre pas comme un simple prolongement de la paroi extérieure de la poche, dont il ne serait alors qu'une expansion, ainsi que cela se présente, d'après Herbert Carpenter, chez les Pentacrines ; il apparaît au contraire comme une sorte de refoulement en doigt de gant de la portion interne de la paroi de la poche, de celle qui contribue à limiter la cavité axiale dans laquelle s'engage le prolongement du stolon génital. Ce bourgeon, creux d'abord, ne tarde pas à se transformer en un cordon cellulaire plein qui traverse toute la largeur de la poche en se dirigeant vers l'extérieur,

(1) H. Carpenter. — *Notes on the Echinoderm morphology*, n° 8. *On some points in the Anatomy of the larval Comatula.* — Quarterly Journal of the microscopical Science, April 1884. — Tirage à part, page 8.

de manière à atteindre sa paroi externe. Il ne transperce pas cette paroi, mais s'en coiffe en la refoulant devant lui et l'entraîne à travers le tissu conjonctif réticulé. Mais cette paroi comprend déjà deux couches distinctes de tissu : une entodermique, qui est la paroi propre de la poche ; une mésodermique, qui est l'enveloppe nerveuse dans laquelle elle s'est développée. Ces deux couches accompagnent simultanément le bourgeon initial. Le bourgeon du cirre, ainsi formé de trois couches de tissus superposées, arrive au contact de la paroi externe du pédoncule. Là, la couche externe mésodermique s'étend en une sorte de disque, comme si elle rencontrait une résistance ; sur toute la surface de ce disque, le tissu mésodermique s'épaissit, soulève l'exoderme et forme avec lui une sorte de bouton, d'abord un peu aplati, à l'intérieur duquel pénètrent, sans se dilater, le cordon central qui a été le point de départ du développement du cirre et le repli de la paroi externe de la poche qu'il a entraîné avec lui. L'axe du bourgeon du cirre est donc occupé par un cordon à double enveloppe qui se prolonge jusqu'à son sommet (*pl.* IX, *fig.* 82, A). Ce cordon se creuse plus tard d'une cavité et devient un canal; mais nous retrouverons dans un cirre de Comatule adulte toutes les parties que nous venons d'énumérer.

Dans les jeunes bourgeons de cirres, les cellules mésodermiques se disposent avec une grande régularité, à peu près, du reste, comme celles du pédoncule et des bras en voie de formation. Elles forment d'abord des séries de plaques composées chacune d'une ou deux rangées de cellules dont les dimensions sont égales en tous sens et le noyau sphérique. Ces plaques de cellules sont séparées par un intervalle à peu près égal à leur épaisseur, occupé par du tissu réticulé sans noyaux. Toutefois, le tissu conjonctif se comporte dans les cirres autrement que dans le pédoncule. Là, les plaques de cellules s'éloignent rapidement les unes des autres par suite de la croissance du tissu réticulé intermédiaire ; dans les cirres, au contraire, les plaques cellulaires s'épaississent, s'allongent, de manière à atteindre une fraction notable de la longueur du segment calcaire correspondant ; mais leur substance demeure compacte et formée de cellules arrondies, étroitement pressées les unes contre les autres. Ces plaques cel-

lulaires sont de grandeur graduellement croissante du sommet du cirre à sa base; elles demeurent séparées par des espaces clairs qui, au contraire, grandissent à peine et qui sont occupés soit par des trabécules protoplasmiques, soit par de courtes traînées de cellules, séparées par des espaces clairs, évidemment occupés par du calcaire avant l'action des acides. Les plaques de cellules n'atteignent pas la membrane exodermique. Au-dessous de celle-ci se trouve un espace clair immédiatement suivi d'un manchon de cellules semblables à celles qui constituent les plaques correspondant aux segments ; ce manchon continu est suivi d'un espace clair qui le sépare des plaques de cellules et qui est occupé, comme les espaces mêmes qui séparent les plaques les unes des autres, par des trabécules de tissu réticulé et par de rares cellules. Au sommet du cirre, on peut dire que la dernière plaque en voie de formation se confond avec le manchon et ne forme avec lui qu'un seul et même manchon terminal. Ce bourgeon, d'abord à peu près hémisphérique, s'effile peu à peu à son extrémité, de manière à devenir de plus en plus pointu ; c'est dans son intérieur que se formera la griffe terminale du cirre. On peut le considérer comme formé de très bonne heure, puisqu'il représente en définitive le bouton saillant qui constitue d'abord tout le jeune cirre; c'est de plus le segment terminal du cirre; dans ces organes des Comatules, comme dans le corps des animaux segmentés, c'est donc toujours l'avant-dernier segment qui est le plus jeune. Chez les animaux segmentés, quand le corps est divisé en régions, il ne se forme d'abord qu'un seul anneau ou un petit nombre d'anneaux de chaque région, et c'est au contact des régions consécutives que naissent les anneaux complémentaires; nous avons vu qu'il en était de même chez la larve cystidéenne, dont le pédoncule produit ses nouveaux segments immédiatement au-dessous du calice. La loi s'applique donc à tous les organes des Comatules qui demeurent simples, en s'allongeant comme des animaux segmentés; mais elle se modifie naturellement pour les bras dont l'élongation est incessamment compliquée d'une ramification.

La croissance des articles s'accomplit lorsque les plaques cellulaires ont acquis une certaine longueur par le développement de la substance

réticulée, qui se comporte comme une substance interstitielle; la substance fondamentale des cartilages, par exemple, écarte de même graduellement leurs capsules les unes des autres. La substance organique fondamentale des cirres prend finalement une structure fibro-cellulaire que nous décrivons complètement en nous occupant de la structure de la Comatule adulte.

William Carpenter a décrit le premier rang de cirres des jeunes larves phytocrinoïdes comme alternes avec leurs bras; dans ma communication à l'Académie des sciences du 16 juillet 1883, je disais de mon côté que les *bourgeons des cirres* sont alternes avec les cordons mésodermiques radiaux. Cette assertion, transportée des bourgeons aux cirres, a été vivement contestée par Herbert Carpenter, qui du reste semble admettre que transitoirement le premier cirre est bien interradial, mais que finalement les cirres des Pentacrines et ceux des larves phytocrinoïdes sont exactement superposés aux bras. Cela est parfaitement exact en ce qui concerne les Pentacrines, mais ne saurait l'être complètement en ce qui concerne les Comatules. Si l'on examine les figures 56 et 82, on peut constater qu'il existe dans toutes deux une traînée mésodermique opposée au bourgeon du cirre, tandis qu'il n'en existe pas au-dessus; cette disposition relative des traînées mésodermiques radiales, et des bourgeons des cirres exclut évidemment toute idée d'exacte superposition, et m'avait fait conclure à leur alternance; mais le mode de formation des bourgeons des cirres exclut de même toute idée d'alternance, puisque les traînées radiales prolongent en quelque sorte les poches de l'organe cloisonné que le bourgeon des cirres traverse lui-même pour apparaître au dehors. La vérité est entre les deux.

Si le trajet du bourgeon se faisait exactement dans le plan de symétrie de la poche, le cirre serait exactement superposé aux bras; mais les figures citées montrent qu'il n'en est généralement pas ainsi; le bourgeon peut obliquer un peu à droite ou un peu à gauche, et n'est pas astreint à une exacte corrélation avec le bras. Le plus souvent, il est vrai, les cirres que le jeune phytocrinoïde porte redressés viennent se superposer à peu

près aux bras, sans le faire cependant d'une manière absolue, mais les cirres suivants s'affranchissent rapidement de cette règle; leurs bourgeons formateurs se portent tantôt à droite, tantôt à gauche, de manière à ce que les cirres, destinés à saisir, puissent s'accrocher tous ensemble et ne se gênent pas réciproquement en se superposant. De là cette figure étoilée si complexe que présentent dans la région des cirres les poches de l'organe cloisonné et qui a fait représenter ces organes comme s'ils naissaient par bouquets sur une poche basilaire commune (1). Il n'y a donc entre les cirres et les bras d'autre rapport de position que ceux-ci : 1° les paires de bras sont placées exactement sur le prolongement des poches de l'organe cloisonné, de sorte que le plan de symétrie de ces poches est le même que celui des plaques radiales, et que les bras proprement dits sont l'un à droite, l'autre à gauche de ce plan; 2° les cirres peuvent se diviser en cinq gerbes dont chacune se rattache par sa base à une chambre de l'organe cloisonné, les cirres pouvant du reste occuper dans la gerbe une position quelconque. Les premiers cirres n'étant gênés par rien dans leur développement, traversent les chambres de l'organe cloisonné en s'éloignant peu de leur plan de symétrie, et sont, par conséquent, à peu près, mais non exactement, superposés aux bras; les autres ne le sont généralement pas. Les cirres n'apparaissent au dehors que lorsque les bras ont acquis un certain degré de développement. Les figures 17 et 18, dans lesquelles les bras ne présentent pas encore de pinnules, mais vont commencer à se ramifier, marquent à peu près l'âge où les cirres commencent à apparaître au dehors. Les bourgeons qui doivent leur donner naissance sont déjà assez développés pour atteindre presque la paroi du corps.

Rupture du pédoncule. — La mise en liberté de la jeune Comatule n'est pas un phénomène accidentel, résultant simplement d'une atrophie du pédoncule. Elle est préparée par une transformation spéciale

(1) Voir notamment la figure 19 du mémoire de Ludwig. — Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. XXVIII.

des tissus dans la région où doit se faire la rupture du pédoncule. On voit, en effet, apparaître dans cette région une mince bande transversale de fines fibres se colorant plus fortement que les autres par l'éosine, et qui sont entremêlées de très petites cellules formant une double rangée. C'est entre les deux rangées de cellules que passe le plan de rupture (*fig.* 42 à 46, *sc*).

Modifications de structure du tube digestif. — A la fin de la phase cystidéenne, il n'y avait lieu de distinguer dans le tube digestif que trois parties : 1° l'œsophage, qui s'enfonce obliquement de haut en bas, de droite à gauche et d'avant en arrière ; 2° l'estomac, sorte de sac réniforme, occupant toute la moitié droite du corps ; 3° une région intestino-rectale située à gauche, formée par un tube horizontal s'ouvrant au dehors par un orifice situé sur la paroi du calice. Pendant la durée de la phase phytocrinoïde, ces parties se modifient graduellement, tout à la fois dans leur forme et dans leurs positions respectives, de manière à se rapprocher de l'état définitif qui est presque atteint lorsque la jeune Comatule quitte son pédoncule. Les seuls changements de quelque importance porteront alors seulement sur l'estomac et l'intestin, qui se compliqueront de diverticulums nouveaux sans que leur structure présente d'ailleurs aucune modification essentielle.

L'un de ces changements consiste dans l'apparition, à peu près à l'époque où les bras bifurqués ont atteint une longueur égale à celle du calice, d'un diverticulum étroit du sac stomacal qui part de sa partie supérieure et externe, à peu près au niveau du sommet de l'anse intestinale ; marche dans le même sens que cette dernière en s'insinuant entre le sac stomacal et la paroi du plancher buccal, et se dirige ainsi vers la branche ascendante de l'intestin qui se rend au rectum. Des infusoires obstruent fréquemment la lumière de ce diverticulum qui pourrait bien correspondre au *siphon intestinal* des Oursins.

L'anus de la larve cystidéenne se trouvant situé exactement entre l'une des plaques basales et la plaque orale correspondante, deux des bras primitifs en se développant comprennent entre eux cet orifice, qui est ainsi

interradial. L'intestin croît entre les deux feuillets du mésentère *c*, qui partage justement en deux moitiés les très jeune bourgeonss radiaux ; l'anus et les bourgeons radiaux sont donc exactement au même niveau. Au début de la croissance des bourgeons, ceux-ci s'élèvent verticalement au-dessus des plaques basales, entourant les plaques orales, qui peuvent s'ouvrir ou se fermer entre elles comme les lobes du calice d'une fleur ; les bourgeons radiaux gardent cette situation verticale jusqu'au moment où les bras commencent à former leurs premiers tentacules. Ils peuvent alors, grâce aux muscles qui ont déjà apparu, se resserrer ou s'étaler comme l'indiquent les figures 15 et 16. On peut voir sur cette dernière que l'appareil digestif n'a pas encore subi de grandes modifications. Cependant les parois même du corps se sont notablement transformées : elles ont considérablement grandi entre les plaques orales et basales, de manière à écarter l'une de l'autre ces deux rangées de plaques et à remonter le long des troncs radiaux des bras, formant entre eux une sorte de palmure. L'anus occupe d'abord le bord de cette palmure. Mais il ne s'éloigne pas de la base de la plaque orale à laquelle il correspondait, et semble être entraîné par elle à mesure que, par la croissance des parties comprises entre la zone des plaques orales et la zone des plaques basales, les premières sont amenées à ne plus occuper que le centre de la face ventrale, qu'elles formaient d'abord toute entière ; il passe ainsi au-dessus du bord la palmure et devient franchement ventral. Ce lien de voisinage qui semble exister entre l'anus et la plaque orale correspondante des larves phytocrinoïdes n'est pas sans importance au point de vue de la morphologie générale des Échinodermes ; nous aurons à l'invoquer par la suite.

Cependant, tout autour de l'orifice anal, les éléments de la paroi du corps se mettent à proliférer activement de manière à former un bourrelet que l'éosine colore en rouge vif comme tous les tissus de nouvelle formation. La croissance rapide de la paroi dans la région occupée par ce bourrelet fait qu'elle se soulève dans toute son épaisseur de manière à former un demi-tore dont la partie ascendante continue avec la paroi du corps, et la partie descendante, continue avec l'intestin, ont exactement la même

apparence et la même constitution histologique. Elles comprennent, en effet, trois couches : une couche externe, d'origine exodermique; une couche moyenne, d'origine mésodermique, et une couche interne, d'origine entodermique. Cette dernière ne sera jamais en contact qu'avec les liquides contenus dans la cavité générale du corps; au contraire, la couche exodermique formera tout à la fois le revêtement extérieur et le revêtement intérieur de la *cheminée anale*. Pour achever de se constituer, celle-ci n'a plus qu'à se découper à son sommet en huit lobes, tandis que sa paroi interne se plisse longitudinalement. La totalité de la cheminée anale a donc pour origine la paroi même du corps qui, tout au tour de l'anus, s'élève verticalement et s'invagine en même temps d'une égale quantité. Sa portion ascendante, continue avec les téguments, et sa partie descendante, continue avec l'intestin, doivent donc, au fond, avoir la même constitution. Par son mode de formation, cette partie descendante est bien distincte de tout le reste du tube digestif; c'est elle, à proprement parler, qui constitue le *rectum*. La différence d'origine du rectum et du reste du tube digestif se traduit, du reste, par une différence de structure histologique frappante. S'il existe un sphincter particulier autour de l'orifice buccal, si de nombreux trabécules fibreux s'étendent entre les diverses parties du tube digestif, si même des fibres se rencontrent sur les membranes qui peuvent l'avoisiner, il n'en est pas moins certain qu'aucune partie de l'œsophage ou du tube digestif ne présente de revêtement musculaire qui lui appartienne en propre. Le mésoderme n'est pour rien dans la constitution de l'œsophage et du reste du tube digestif, pas plus que dans celle du revêtement péritonéal qui s'applique sur eux de très bonne heure; l'absence de fibres musculaires sur toute leur étendue vient corroborer ce que nous disions, en parlant de la larve cystidéenne, de l'origine exclusivement mésodermique de tout l'appareil musculaire du système des canaux ambulacraires et de leurs dépendances. Le mésoderme intervient, au contraire, dans la constitution du rectum, et tout le long de cet organe, immédiatement au-dessous de la membrane péritonéale, il existe une couche simple de fibres musculaires transversales, qui se renforcent légèrement sur tout

le pourtour de l'orifice évasé de la cheminée anale, de manière à constituer une sorte de sphincter. La bouche et la cheminée anale sont les seules parties contractiles de l'appareil digestif, ou du moins les seules qui soient pourvues d'un appareil contractile spécial. Il y a à cela un intérêt majeur de protection; l'animal peut, grâce à ces dispositions, interdire l'accès de son appareil digestif aux corps qu'il ne saurait assimiler ou qui lui pourraient être nuisibles. Il ne le fait cependant pas si bien que son estomac ne soit souvent bourré d'une espèce d'infusoire cilié qu'il est malheureusement impossible de déterminer après un séjour plus ou moins long dans l'alcool, mais qui a tout l'aspect d'une grosse Paramécie.

L'ouverture de la cheminée anale est produite simultanément par la pression de l'eau qui pénètre sans cesse par la bouche, et après le relâchement des fibres transversales par la réaction élastique des nombreux trabécules qui unissent le rectum à la paroi même du corps gonflé par les liquides contenus dans la cavité générale.

Après la formation de la cheminée anale, le trajet du tube digestif dans la cavité générale continue à être à peu près le même (1). L'intestin y décrit un demi-cercle dans la partie gauche du calice, arrive sous la cheminée anale, et là se redresse verticalement pour aller rejoindre le rectum et se souder à lui. L'œsophage et le tube digestif continuent à présenter la structure histologique que nous avons décrite en parlant de la larve cystidéenne.

Distinction des diverses parties de l'organe dorsal et de l'appareil d'irrigation. — Nous arrivons à une partie délicate de notre sujet, non que l'étude en soit plus difficile qu'aucune autre, mais c'est là que l'histoire de la Comatule est demeurée le plus obscure.

Nous avons vu, en effet, que tous les auteurs allemands, suivis en cela par Herbert Carpenter, admettent que les vaisseaux des Crinoïdes partent, au moins en grande partie, d'une masse fusiforme, lobée, que Ludwig

hes III et IV, figures 26 à 29.

a été jusqu'à considérer comme une sorte de cœur, et qu'on a appelée tour à tour le *plexus central,* l'*organe dorsal,* la *glande plexiforme.*

Pendant la phase cystidéenne, cet organe ne s'est trouvé représenté que par une colonne cellulaire pleine, fusiforme, continuant le cordon central de l'axe péritonéal du pédoncule et issu d'une différenciation du feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure. Nous pourrons voir, dans la phase actuelle, cette colonne cellulaire présenter de nombreuses modifications; en même temps, les vaisseaux vont commencer à se montrer. On s'attendrait, d'après les descriptions qui ont été données de l'organe dorsal des Comatules adultes, à les voir naître de la colonne cellulaire, qui représente longtemps à elle seule cet organe; il n'en est rien. La colonne cellulaire et les vaisseaux se développent d'une façon tout à fait indépendante. Il ne s'établit entre ces vaisseaux et l'organe issu de la colonne cellulaire que des rapports de *contiguïté,* aucun rapport de *continuité.* Les vaisseaux peuvent s'accoler à cet organe, qui conserve pendant la plus grande partie de son développement, ou même toujours, des caractères histologiques très tranchés; il peut même s'en former autour de lui qui l'enveloppent entièrement; mais *aucun d'eux ne pénètre dans son intérieur pour former un plexus quelconque; aucune branche de l'organe cellulaire ne se développe de manière à se continuer en vaisseau.* Les vaisseaux, ou plutôt les canaux que l'on désigne comme tels, sont donc des formations tout à fait indépendantes de la colonne cellulaire pleine que nous avons vue apparaître de si bonne heure. C'est à elle et aux parties qui en naissent directement que nous donnons exclusivement le nom de *stolon génital.* Ce nom, qui précise, au point de vue physiologique, la signification d'un organe demeuré jusqu'ici énigmatique, n'est pas synonyme, au point de vue morphologique, des différents noms que nous avons rappelés ci-dessus. Tous ces noms prétendent désigner un organe de structure homogène, centre ou dépendance glandulaire du prétendu appareil vasculaire. Or, l'organe dorsal, pour me servir de l'expression la plus vague, comprend chez les Comatules : 1° le *stolon génital;* 2° un *faisceau de canaux* qui enveloppent étroitement le stolon sans le pénétrer. C'est donc, non pas un organe, mais un ensemble d'organes n'ayant entre

eux aucune relation génétique, et qui ne sont rapprochés par aucune nécessité physiologique, leur union résultant simplement, au moins en partie, de ce que la première place libre qu'ont trouvée les pseudo-vaisseaux pour se développer est celle que s'est ménagée à lui-même le stolon, le premier organe formé après les sacs digestif et péritonéal.

Cette distinction essentielle une fois faite, il se trouve que les prétendus vaisseaux ont entre eux-mêmes *rapport de continuité*, cette fois, avec deux systèmes d'organes dont on les a jusqu'ici considérés comme indépendants, à savoir : 1° le système des canaux ambulacraires ou tentaculaires; 2° le système des entonnoirs vibratiles. Ces derniers dépendent d'ailleurs plus ou moins directement, les uns du système ambulacraire, les autres du système de canaux qu'on désigne d'ordinaire sous le nom de vaisseaux.

Pour mettre de l'ordre dans nos descriptions, nous exposerons successivement : 1° le développement du *stolon génital*, autour duquel se forment des branches importantes de l'appareil d'irrigation; 2° le développement de l'*appareil ambulacraire*, qui fournit de bonne heure quelques parties avec lesquelles l'appareil d'irrigation devra se mettre en rapport; 3° le développement de l'*appareil d'irrigation*.

Développement du stolon génital. — A la fin de la période cystidéenne, nous avons laissé le stolon génital constitué par une colonne cellulaire pleine, fusiforme, dont les éléments diminuent de grandeur à la fois vers la pointe supérieure et la pointe inférieure, colonne enveloppée d'une membrane propre, et reliée au fond de l'anse stomaco-intestinale par une sorte de mésentère présentant du côté où il regarde l'estomac de grandes fibres longitudinales parallèles, continues avec le tissu mésodermique réticulé du pédoncule (1). Le stolon génital conserve encore cette structure après que le bourgeon radial a commencé à se bifurquer (2) ; seulement,

(1) Planche II, figure 15; planche III, figure 22 et 23; planche IV, figure 31; — *g*, *mf*, *ω*.
(2) Planche X, figure 89, *g*, *mf*.

comme l'estomac s'est développé, comme les parois du corps se sont éloignées du sommet du pédoncule, comme le stolon a lui-même grandi, de manière à ne plus pouvoir tenir dans l'espace où il était d'abord confiné, il se coude, rampant d'abord sur le fond du calice, puis se redressant pour aller rejoindre l'œsophage (*pl.* IV, *fig.* 32). Vers son extrémité inférieure, ses éléments sont encore reconnaissables dans toute la longueur de l'organe cloisonné; ils sont ensuite remplacés assez brusquement par les éléments beaucoup plus petits qui constituent le tube extrêmement réduit résultant de la pénétration dans le pédoncule du feuillet viscéral de la porte péritonéale inférieure. A son extrémité supérieure, les éléments caractéristiques cessent aussi assez brusquement au niveau du point où l'organe atteint l'œsophage, et le stolon semble au premier abord continué, sans démarcation bien nette, par un cordon qui s'accole étroitement à l'œsophage, diminue graduellement de largeur jusqu'au niveau du plancher buccal, où il présente déjà des indices de ramification. Les éléments qui forment ce cordon sont des cellules plus petites que les cellules caractéristiques du stolon n'ayant qu'un noyau plus réduit. Presque toutes ces cellules sont allongées dans le sens de la direction du cordon et terminées par une courte fibre à chacune de leurs extrémités. Sur une coupe à l'état normal, telle que celle représentée dans la figure 69 de la planche VII, on n'aperçoit pas de séparation entre ce cordon et le stolon génital, mais justement sur cette préparation, une légère pression ayant été exercée sur le couvre-objet, le cordon s'est séparé nettement de manière à laisser voir une très fine membrane qui la sépare du stolon et qui n'est que la continuation de la membrane propre de ce dernier. Le cordon lui-même se montre en continuité de chaque côté avec le mésentère, à la surface duquel on observe des éléments semblables aux siens. Il est la continuation de ce mésentère, bien plus que celle du stolon génital, qu'il contient cependant et qui peut très bien pousser des prolongements à son intérieur. C'est surtout sur la partie gauche de l'œsophage que s'étend le prolongement du mésentère dont nous venons de parler; mais un certain nombre de fibres de la membrane remontent aussi du côté opposé, où on ne tarde pas à les perdre sur la paroi de l'œsophage.

Pendant que les bras commencent à pousser, le changement le plus apparent que présente le stolon génital consiste dans une multiplication de ses cellules, qui ne peuvent bientôt plus rester disposées en une colonne d'un rayon à peu près égal à la longueur des cellules. La colonne s'épaissit; les cellules se disposent dans son épaisseur de manière qu'une même coupe longitudinale intéresse à la fois trois ou quatre rangées de cellules empiétant diversement les unes sur les autres, au lieu de deux. Bientôt, le nombre des cellules est trop considérable pour que cette disposition même puisse persister. Une cavité apparaît à l'intérieur du stolon; les éléments, sans changer de forme et de dimension, sont, en conséquence, disposés sur les coupes en un cercle parfaitement régulier. Les éléments continuant à se multiplier, les parois de l'organe se replient de manière à former une digigation latérale, accolée à la partie principale de l'organe de même diamètre qu'elle, mais beaucoup moins longue. C'est ainsi que les figures 33 et 34 représentent deux coupes obliques, distantes d'un vingtième de millimètre, du stolon génital de la larve phytocrinoïde, dont les figures 56 et 57 représentent le calice. Le stolon génital paraît ainsi formé, sur une partie de sa longueur, de deux tubes accolés l'un à l'autre (1).

A un moment où je n'avais pas encore réussi à m'expliquer d'une manière suffisamment satisfaisante toutes les particularités de développement et de structure du prétendu *organe dorsal,* quelques dispositions observées sur des individus dont le tube digestif commençait à diffluer m'avaient conduit à me demander si l'organe dorsal, dont le prolongement supérieur est si étroitement accolé à l'œsophage, ne s'ouvrait pas dans cet organe, au moins momentanément. La position de l'organe dorsal, pris dans sa totalité, est incontestablement, chez les Comatules, très analogue à celle de l'ensemble formé par le canal du sable et l'organe ovoïde qui lui est accolé chez les Oursins et les Étoiles de mer. Mes recherches, confirmées par celles de M. Kœhler, ont montré que, chez les Oursins, la glande ovoïde

(1) Edm. Perrier — *Sur le développement des Comatules* — Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. XCVIII, page 444 (18 février 1884).

communiquait avec l'extérieur, comme le canal du sable, par l'intermédiaire de la plaque madréporique; mon attention était donc fortement appelée sur l'existence d'une communication avec l'extérieur de quelque partie de l'organe dorsal des Comatules. Cette communication existe bien, comme nous le verrons plus tard, mais j'ai pu rapidement donner une réponse négative à la question que je posais dans ma note du 18 février 1884. Ce n'est pas par l'intermédiaire de l'œsophage qu'elle s'établit, et d'autre part, des deux parties composant cet *organe dorsal*, ce *plexus central*, cette *glande plexiforme*, que l'on a toujours pris pour un organe homogène, il y en a une, le *stolon génital*, dont nous nous occupons en ce moment, qui n'a aucun rapport avec l'extérieur. Seuls les canaux dont elle est enveloppée viennent finalement s'ouvrir au dehors par des entonnoirs vibratiles, comme nous l'établirons bientôt.

Le stolon génital poursuit son développement en multipliant les plicatures de ses parois, sans que cette multiplication soit cependant extrêmement rapide. Les figures 35 et 38 de la planche 4 représentent, en effet, deux coupes faites, l'une dans la région moyenne, l'autre dans la région inférieure du stolon génital d'une jeune Comatule détachée depuis peu de sa tige et dont le disque a un peu plus d'un millimètre de diamètre. Dans la figure 35, on retrouve encore les deux digitations de la figure 34, mais agrandies, et l'on voit en outre dans la partie inférieure de la coupe que de nouveaux lobes se sont formés. Dans la figure 38, qui représente la région où le stolon génital va s'engager dans l'espace laissé vide par les cinq chambres de l'organe cloisonné, la partie amincie, la plus voisine de cet organe, a conservé la simplicité primitive de sa structure; elle ne présente même pas de cavité intérieure; mais à partir du moment où le stolon se renfle, c'est-à-dire quand il arrive au niveau du fond de l'estomac, non seulement la cavité apparaît, mais les parois du stolon s'invaginent par places et se replient en s'enroulant diversement à l'intérieur de la cavité de manière à l'obstruer en partie.

Ces dispositions rappellent d'assez près celles qu'on observe dans le

canal du sable des Étoiles de mer (1), dont les parois présentent des replis enroulés en spirale, figurés notamment par Teuscher et Ludwig ; non pas que les replis qu'on observe dans le stolon génital des Comatules présentent la régularité de ceux qu'on observe chez les Étoiles de mer ; mais dans les deux cas, l'existence de ces replis réalise un même résultat, l'augmentation considérable de la surface intérieure de l'organe.

Cette augmentation de surface dans les deux cas n'implique du reste aucune identité de fonctions. Il est bien manifeste qu'elle n'a pour but, dans le stolon génital des Comatules, que de permettre à un plus grand nombre d'éléments de trouver place, sans que, pour cela, les replis ainsi formés aient aucun rôle déterminé à remplir; il est bien probable, au contraire, que les replis si régulièrement contournés du canal du sable des Astéries ont à exercer quelque fonction physiologique, peut-être sensitive.

Avant même que cette modification intérieure ne se soit produite chez une jeune larve phytocrinoïde encore à la phase représentée figure 89, c'est-à-dire au moment où les bras commencent à se bifurquer, le stolon génital et l'enveloppe qui l'accompagne à distance se divisent en trois branches au moins. Deux de ces branches se rendent directement aux bras les plus voisins; les autres s'accolent si étroitement à l'œsophage qu'il est très difficile de déterminer exactement comment elles se comportent. Mais, en face de chaque bras, sur des Comatules venant de se détacher, il est facile de trouver un cordon qui leur correspond, et qui est facilement reconnaissable à sa structure histologique. Il est donc certain que le stolon génital se divise, au total, en cinq branches qui se dirigent vers les bras. Ces branches n'y pénètrent cependant qu'assez tardivement, car des coupes faites sur les bras de larves phytocrinoïdes déjà pourvues de cirres ne permettent encore de reconnaître, même à la base des bras, rien qui corresponde à ces cordons. C'est seulement peu de temps après la mise en liberté de la jeune Comatule, lorsque les bras

(1) Edm. Perrier — *Sur le développement des Comatules* — Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. XCVIII, p. 446 — 18 février 1884.

présentent environ cinq pinnules, qu'on peut voir avec la plus grande netteté les ramifications du stolon génital pénétrer dans les bras et y former incontestablement les rachis génitaux (*pl.* VI, *fig.* 62 et 63, *go*). La hauteur du disque était de $0^{Mm},460$, sa largeur, de $0^{Mm},580$. A ce moment le stolon est beaucoup plus renflé qu'il n'était dans les phases précédentes. Sa plus grande largeur est de $0^{Mm},035$. Il présentait dans les phases précédentes deux divisions longitudinales creuses à peu près du même diamètre. Ces deux divisions existent encore; mais, la multiplication des cellules continuant, elles se sont tout à la fois allongées et proportionnellement rétrécies. Le rétrécissement s'est opéré aux dépens de la lumière de leur cavité, qui s'est complètement oblitérée. Les parois de chaque partie demeurent d'ailleurs formées d'un seul rang de cellules qui, pressées les unes contre les autres, se disposent moins régulièrement et ne sont plus tout à fait aussi distinctes.

D'abord simple cordon cellulaire plein, le stolon génital était devenu une sorte de double tube représenté dans les figures 33 et 34; c'est maintenant une double cordon cellulaire, plein comme au début; mais les deux moitiés du cordon étant l'une et l'autre très allongées, s'enroulent irrégulièrement l'une autour de l'autre, puis se plissent de toutes façons, en donnant sans doute naissance à d'autres ramifications qui viennent s'enrouler parmi leurs aînées, et produire ainsi une sorte de peloton ovoïde dont toutes les parties sont pleines et dont l'enchevêtrement est des plus complexes. Dans la préparation représentée figure 36, on reconnaît très distinctement les deux cordons primitifs enroulés l'un autour de l'autre de manière à former une double spire très allongée et ne présentant guère que deux tours. Dans la figure 37, qui représente un état un peu plus avancé, la coupe de la partie supérieure du stolon met encore en évidence les deux cordons; mais ils sont plus bas enroulés, et enchevêtrés d'une façon si complexe qu'on ne pourrait affirmer qu'ils ne se sont pas eux-mêmes ramifiés dans cette région. On retrouve le même type de disposition dans la figure 35, qui représente un stolon génital un peu plus jeune. Quelle que soit la complication finale de la partie calicinale du stolon génital, on voit

qu'elle résulte simplement de l'allongement, de l'enroulement, du plissement et peut être de la division subséquente des deux cordons cellulaires cylindriques qui, suivant la période de développement que l'on considère, peuvent être alternativement creux ou pleins. Ces alternatives sont uniquement déterminées par la place qu'il est permis d'occuper aux éléments en voie de multiplication; elles impliquent que le rôle prédominant de l'organe ne dépend pas de l'existence de cavités à son intérieur, et l'on peut dire, en conséquence, qu'il ne doit être considéré, à aucune époque de son développement, ni comme un lacis, ni comme un plexus de vaisseaux, tel que celui que décrit Ludwig, sans le figurer du reste. Ce n'est que d'une façon passagère et accidentelle, en quelque sorte, que ce remarquable organe affecte chez les Comatules l'apparence d'une glande creuse, d'ailleurs sans aucun rapport de continuité avec les canaux d'irrigation, comme le veut Herbert Carpenter. Il suffirait à la vérité de dérouler les cordons constitutifs du stolon axial pour obtenir soit une sorte d'arbre, soit peut-être même un réseau auquel conviendrait, à la rigueur, le nom de *glande plexiforme*, si l'on ignorait sa véritable fonction. Mais il n'y a pas lieu de laisser introduire dans la science le nom vague et, à certains égards, inexact par lequel le naturaliste anglais, revenu à des idées plus rapprochées des nôtres, a cherché à remplacer les noms de *cœur*, de *lacis vasculaire*, de *plexus central*, d'*organe dorsal*, qui ont successivement désigné l'organe qui nous occupe. En effet, si réellement chez certaines espèces de Crinoïdes fixes cet organe présente l'apparence d'un plexus, il n'en est pas de même chez l'*Antedon rosacea*, où il a toujours une structure très compacte; de sorte que malgré les critiques d'Herbert Carpenter, le nom de *corps ovoïde*, que nous avons employé pour les Oursins et les Étoiles de mer, lui serait certainement plus applicable que le nom de *glande plexiforme*. Ce nom de glande lui-même ne peut être pris que dans le sens où il est employé pour désigner les ovaires et les testicules; mais il ne faudrait pas y attacher l'idée d'une fonction de sécrétion, d'une relation quelconque avec la formation ou la dépuration du liquide sanguin, comme le fait l'auteur du mémoire sur les Crinoïdes du

Challenger. En réalité, l'organe en question n'est en continuité qu'avec les rachis génitaux, fait déjà indiqué par le Dr William Carpenter, mais assez vaguement pour qu'il ait été méconnu par tous les auteurs, y compris son propre fils; il n'est en aucune façon dans la dépendance de l'appareil vasculaire, et il serait mauvais de perpétuer cette erreur, en acceptant pour lui un nom qui rappelle soit une glande, soit un plexus. A tous ces points de vue, le nom de *stolon génital* nous paraît de beaucoup préférable.

Reste à justifier nos propositions. Il suffira pour cela d'examiner avec attention les figures 61 et 62, qui représentent deux coupes verticales successives à travers le calice d'une jeune Comatule dont les bras ne portent encore que cinq pinnules en tout. Chez ce jeune animal, une partie de l'appareil vasculaire est déjà développée au voisinage du stolon génital; ce stolon pénètre dans les bras et présente ses connexions caractéristiques. Tous les éléments de la solution du problème sont donc réunis, mais ils se présentent en même temps dans un tel état de simplicité, tellement dégagés de toute complication accessoire, qu'il ne peut rester aucun doute dans l'esprit. C'est bien là, comme avaient dit les naturalistes du commencement de ce siècle, une expérience préparée par la nature de manière à lever toutes les obscurités qui empêchent les vrais rapports de se dégager.

La figure 61 montre une première portion du stolon génital dont il est nécessaire de bien préciser la position pour rendre plus claire encore la signification de la figure suivante. Le stolon *g* est compris entre le sac stomacal *e* et la partie de l'anse intestinale opposée au rectum. Il est séparé de l'œsophage et du sac stomacal par un vaisseau *ig*, dont le diamètre égale presque la moitié du sien. Ce vaisseau s'élève verticalement du fond du calice; on peut le suivre sur la figure 61, jusque vers le milieu de l'œsophage, mais on le perd ensuite par ce qu'il passe derrière cet organe. Sur son trajet, il envoie une branche latérale horizontale qui s'engage dans le pli séparant l'œsophage du sac stomacal. Le stolon génital court parallèlement à ce vaisseau, passe en même temps que lui derrière l'œsophage, et il est manifeste qu'il n'y a entre eux aucune communication; que ce sont deux organes de nature bien différentes, et qui, loin d'être con-

tinus, ne sont même pas accolés. Entre le vaisseau et le stolon on aperçoit, en effet, une portion de la membrane à fibres parallèles qui enveloppe lâchement ce dernier. Le vaisseau n'est donc pas né du stolon comme il aurait dû le faire d'après l'hypothèse du plexus central; il s'est même formé, au contraire, en dehors de son enveloppe supplémentaire.

De l'autre côté du stolon on voit commencer, sans continuité apparente avec lui, un épais cordon *mc* qui se prolonge dansles bras ; où il occupe exactement la position de la cloison qui sépare la cavité ventrale des bras de leur cavité dorsale, cloison continuée elle-même avec la membrane qui sépare la cavité intraviscérale de la cavité périviscérale du calice. Sur celle de ses faces qui regarde la cavité intraviscérale cette membrane présente une couche de fibres longitudinales courant parallèlement à la direction des bras, et au-dessous desquelles se trouvent des faisceaux plus épais de fibres transversales qui les croisent presque perpendiculairement. Des trabécules fibreux en petit nombre relient de place en place cette face de la cloison à la paroi de l'œsophage. L'autre face ne présente que les fines fibres terminales des cellulaires bipolaires ou multipolaires, si abondantes dans tous les tissus des Comatules. Par places, cette cloison se dédouble comme si elle était formée d'une membrane fibreuse et d'une autre simplement cellulaire. Celle-ci, arrivée au voisinage de la paroi du calice, se raccorde avec la cloison qui sépare chaque couple de bras; ou, si l'on aime mieux, chaque tronc radial du suivant. Entre ces deux membranes se glissent de nombreux et très petits éléments cellulaires qui se colorent fortement par l'éosine.

Sur la coupe de la figure 61, l'extrémité supérieure du stolon s'accole étroitement à l'œsophage, dont il reste séparé par son enveloppe fibreuse. Son extrémité inférieure a été tranchée par le rasoir, mais on peut cependant en suivre la trace jusqu'à la coupe de l'enveloppe fibreuse, qui laisse toujours à sa gauche le vaisseau et se bifurque inférieurement pour se rattacher aux parois du corps.

La figure 62 est maintenant particulièrement instructive. Le stolon génital descend beaucoup plus bas vers le fond du calice. Du côté de l'esto-

mac, son enveloppe fibreuse, très développée, continue à le séparer tout à la fois du vaisseau dont nous avons déjà parlé et du tube digestif; elle envoie de nombreux trabécules dans toute la partie libre de la cavité générale située entre elle et les viscères, et se raccorde directement avec la paroi du fond du calice en s'infléchissant vers la gauche de la figure. Dans la région où elle a dépassé le stolon génital, elle s'accole avec l'enveloppe de ce dernier. En ce point, elle est croisée par une branche vasculaire *i'*, née d'un canal qui longe le bord inférieur du tube digestif. Cette branche, se redressant bientôt verticalement, forme à droite de la figure un second canal vertical *ig* qui remonte parallèlement au stolon génital, tout en restant, comme celui qui est dans une position symétrique, absolument indépendant et écarté du stolon, dont l'entourage vasculaire commence ainsi à se caractériser. Les deux canaux dont nous venons de parler sont contenus chacun dans une enveloppe lâche de tissu conjonctif reliée par des trabécules, soit à l'enveloppe propre du stolon génital, soit à son mésentère fibreux.

L'enveloppe fibreuse du stolon génital est ici coupée au bas de l'œsophage; mais la direction de ses fibres montre qu'elle se continue verticalement sur la droite de cet organe, tandis qu'une branche du stolon *go* se rejette sur le côté, totalement enfermée dans une enveloppe fibro-cellulaire dont les fibres viennent, pour ainsi dire, de toutes les parties voisines, et dont nous déterminerons d'une manière plus précise l'origine lorsque nous traiterons du développement de l'appareil d'irrigation. En transportant sur la figure 62 un décalque de la figure 61, toutes deux dessinées à la chambre claire, et en tenant compte des déformations que présentent les organes quand on passe d'une coupe à la suivante, on reconnaît que cette enveloppe et le rameau du stolon qu'elle contient correspondent exactement au cordon *mc* de la figure 61. Comme la cavité des bras au-dessus du canal tentaculaire ne présente qu'une seule cloison dans l'épaisseur de laquelle est pratiquée la chambre génitale, et que cette chambre ne contient absolument que le rachis génital et ses enveloppes vasculaires ou autres, il ne peut rester aucun doute sur la détermination de ces parties. A mesure qu'il s'éloigne du stolon proprement dit, le rameau latéral qui s'en est détaché prend

d'ailleurs des caractères qui ne permettent pas de méconnaître sa nature. Dans sa partie verticale ses éléments sont arrondis, égaux et disjoints, passent par toutes les transitions possibles aux éléments piriformes, plus grands et à protoplasme moins granuleux, de la partie moyenne du stolon; ils possèdent un grand noyau peu apparent et un petit nucléole; ce sont des éléments peu différenciés, mais qui ressemblent cependant soit à des cellules génératrices des spermatozoïdes, soit à de très jeunes ovules. Peu à peu ces éléments deviennent plus petits, et le rachis, suivant leurs dimensions, se renfle ou s'amincit. Il prend ainsi un aspect variqueux, comme cela arrive fréquemment pour les ovaires. En analysant les éléments qui le composent, on reconnaît bientôt qu'ils sont devenus inégaux, surtout dans les parties renflées; les uns sont demeurés petits et arrondis, les autres sont elliptiques, atteignent jusqu'à $0^{Mm},010$ de longueur sur $0^{Mm},006$ de largeur, sont enveloppés d'une délicate membrane, possèdent un protoplasme clair, un grand noyau arrondi, un nucléole; en un mot, ce sont de véritables ovules pourvus d'une membrane vitelline, d'un vitellus, d'une vésicule et d'une tache germinative. Ces ovules, comme dans l'ovaire mûr, sont accompagnés d'éléments accessoires qui ne doivent pas se transformer ou ne se transforment que tardivement en éléments génitaux proprement dits. Ainsi le rachis génital est non seulement déterminable par ses connexions, mais encore par sa constitution histologique, et il est possible, à l'âge où il commence à s'engager dans les bras, de déterminer le sexe de l'animal auquel il appartient. A l'âge que nous considérons, ce rachis, après avoir présenté un ou deux renflements, se termine par une pointe effilée (*fig.* 63).

Voyons maintenant comment se constitue la chambre génitale dans laquelle il doit être contenu. Cette chambre fait, naturellement, suite à l'enveloppe que nous avons vu apparaître autour du rachis se détachant du stolon proprement dit. Du coude que fait cette enveloppe en se recourbant avec le stolon pour se diriger vers le bras, se détache une branche latérale qui se porte vers la région buccale de l'œsophage, s'engage derrière lui comme pour le contourner, et présente tout l'aspect d'un vaisseau. Cependant l'autre branche continue sa route, et jusqu'au moment où il a dépassé

l'appareil digestif, le rameau du stolon, qui doit devenir le rachis génital, est compris entre deux membranes fibreuses bien développées. Mais peu à peu ces membranes s'amincissent et deviennent très transparentes; leurs fibres, d'abord nettes et fortement colorées, sont remplacées par des filaments pâles, issus de nombreuses cellules bipolaires, filaments dont les uns sont dirigés transversalement, les autres longitudinalement. Les deux membranes qui représentent la cloison horizontale de la cavité du bras cessent bientôt d'être continues; le rachis génital n'est plus enveloppé que par un très délicat réseau fibro-vasculaire dont les éléments se relient en partie à des éléments conjonctifs suspendus par leurs prolongements protoplasmiques entre l'intestin et la paroi du corps, tandis que d'autres vont s'attacher à la voûte supérieure de la cavité ventrale des bras (*fig.* 63, *cg*).

Au moment où les bras ne possèdent que cinq pinnules, la cloison entre la chambre dorsale et la chambre ventrale des bras n'est donc pas continue; la chambre génitale n'est pas davantage une cavité close. Si, d'après leur origine, la chambre ventrale et la chambre dorsale des bras peuvent être considérées comme les diverticules de deux cavités primitives de la larve cystidéenne, la chambre génitale n'est autre chose qu'une cavité accessoire, séparée de la cavité périviscérale par une sorte de feutrage d'éléments presque tous mésodermiques, reliés intimement à ceux qui formeront une sorte de lâche réseau entre l'appareil digestif et la paroi du corps et finiront par constituer ce que Ludwig appelle le *sac viscéral*. Ce sac lui-même ne se montre comme une formation distincte que bien plus tard; il ne saurait encore être comparé à une membrane quand les bras possèdent déjà 25 pinnules. Il fait partie, comme la chambre génitale, d'un système de formations dont les plus importantes constituent l'appareil d'irrigation, et dont l'étude ne peut être séparée de celle des modifications graduelles que présente la cavité générale à mesure que les Comatules avancent en âge.

Nous n'avons suivi, jusqu'ici, qu'une seule des branches du stolon gé-

nital, celle qui pénètre dans la paire de bras antérieurs. Quand on a réussi à obtenir une série complète de coupes dans un seul et même individu, il doit être possible de les retrouver toutes. C'est, en effet, ce qui a lieu pour l'individu dont deux coupes sont représentées par les figures 61 et 62. Ces deux coupes sont les 42e et 43e d'une série qui a commencé au bord même du disque, à peu près perpendiculairement au bras antérieur gauche. Ces coupes successives n'intéressent d'abord que la partie du disque immédiatement en rapport avec les bras, et permettent de suivre la fusion graduelle des cavités de ces organes avec celles du disque. La 38e contient la presque totalité de la portion horizontale du rectum, en même temps qu'une section oblique du bras postérieur gauche. Or, sur cette coupe, il est facile de retrouver le point où le stolon génital émerge au-dessus du tube digestif. Aussitôt qu'il a dépassé le rectum, on le voit se diviser en deux branches, l'une très courte, qui se dirige un peu en avant et qui est destinée au bras antérieur gauche; l'autre qui, toujours placée entre la cloison séparant la cavité intraviscérale de la cavité périviscérale et une membrane incomplète reliée à cette cloison par des trabécules nombreux, se dirige en arrière, et s'engage finalement dans l'un des bras postérieurs gauches en conservant toujours sa position au-dessous de la cloison. On retrouve des branches analogues longeant l'autre côté de l'œsophage, et si l'on combine ces données avec celles fournies par la figure 89, on arrive à conclure que le stolon génital se divise d'abord en trois branches : l'une pour la paire de bras antérieurs, les autres pour les paires de bras latéraux; la branche antérieure se bifurque bientôt; les branches latérales émettent un rameau à l'origine de chaque bras, soit quatre rameaux chacune; les dix bras sont de la sorte desservis.

L'individu représenté dans les figures 61 et 62 est encore assez jeune pour que ses bras aient leur gouttière ambulacraire à peu près au niveau de la surface ventrale du disque. Chez l'individu plus âgé représenté dans les figures 81 à 84, les cordons génitaux, *go*, suivent un trajet plus compliqué. Après avoir dépassé le sac stomacal dans le sens horizontal, ils redescendent sur les côtés pour atteindre le point où la cavité périviscérale

pénètre dans les bras et s'engage dans les organes (1). Ces cordons sont toujours facilement reconnaissables à l'aspect des éléments qu'ils contiennent, si bien qu'avant d'avoir déterminé leurs connexions, à un moment où je recherchais, sans les trouver, les premiers rudiments de l'appareil d'irrigation, et où, par conséquent, j'avais pu me demander si ces cordons n'étaient pas une première indication de cet appareil, j'ai fait remarquer aux personnes qui travaillaient autour de moi, et notamment à mon aide naturaliste, M. Poirier, combien les éléments qu'ils contenaient ressemblaient à de jeunes ovules et combien leur structure était particulière. Ces cordons, dans le calice, cheminent entre deux lames membraneuses qui leur servent d'étui; dans les bras, ils passent franchement au-dessous de la cloison qui sépare les deux cavités dorsale et ventrale du rayon, de manière à ce que la chambre génitale se montre nettement comme une dépendance de la chambre dorsale du rayon ou du bras.

L'identité absolue de position de l'organe dorsal des Crinoïdes et de l'ensemble formé par le canal du sable et la glande ovoïde des Étoiles de mer et des Oursins devait imposer une comparaison entre ces diverses parties. J'indiquais cette comparaison dans ma note du 18 février 1884, en disant : « Ce canal du sable (des autres Échinodermes) paraît représenté par l'organe axial des Comatules, qui possède tout à la fois la structure du canal du sable des Astéries et la position de l'organe de même nom chez les Oursins. » Herbert Carpenter s'est immédiatement inscrit en faux contre cette proposition, d'ailleurs dubitative; il me reproche même à cet égard la prudence avec laquelle lui semblent rédigées les notes que j'ai publiées dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. Cette prudence, qu'il me permette de le lui dire, était bien de mise dans un sujet si difficile et si délicat que les anatomistes les plus distingués de l'Allemagne n'ont pu, de son aveu, réussir à en dissiper toutes les obscurités; dans un sujet qui pendant vingt ans n'a cessé de préoccuper son illustre

(1) Edm. Perrier — *Sur le développement des Comatules* — Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. XCVIII, p. 444-18 février 1884.

père, le naturaliste éminent du *Lightning* et du *Porcupine*, et qui l'a lui-même exclusivement occupé depuis dix ans, sans qu'il ait pu venir à bout d'en tirer quelque chose de satisfaisant au point de vue physiologique comme au point de vue anatomique. J'ai tâché, dans mes notes, d'exposer des faits précis, je suis demeuré prudent dans mes interprétations; je les ai présentées d'une manière dubitative, parce que je n'en étais pas entièrement satisfait, et j'ai continué à chercher.

Herbert Carpenter, au contraire, considère de son côté comme évidente l'identité de *l'organe axial* des Comatules avec ce que j'ai appelé la *glande ovoïde* des Oursins, ce que les auteurs allemands, et Herbert Carpenter avec eux, considèrent, soit comme un cœur, tout au moins *morphologique*, soit comme un *plexus central* de vaisseaux chez les Astéries et les Oursins. Mais cette identification, implicitement admise par tous les auteurs, ne va pas sans quelques difficultés. En premier lieu elle a été faite bien avant que l'on fût nettement fixé sur la structure des organes qu'on assimilait ainsi et que l'on considérait comme la partie centrale de l'appareil circulatoire. A la vérité, Herbert Carpenter concède que le prétendu cœur des Oursins pourrait bien être une glande, et cherche à ramener sa structure à celle d'un plexus vasculaire; il arrive ensuite à appeler *glande plexiforme* l'organe axial des Comatules, qui n'en demeure pas moins, pour lui, un organe vasculaire par excellence, en rapport avec tous les vaisseaux importants, et il peut croire avoir ainsi justifié son identification. Mais nous avons vu que la véritable glande axiale ne fournit que de courtes ramifications aveugles, comme nous le disions dans notre note du 16 juillet 1883, et n'est nullement en continuité avec ce qu'on nomme les vaisseaux. Herbert Carpenter confond sous le nom de *glande plexiforme* le *stolon génital* et le *plexus de canaux d'irrigation* qui l'enveloppent, c'est l'ensemble de ces deux organes qu'il identifie à la glande ovoïde des Oursins. Cette assimilation, telle qu'il la fait, repose donc sur une simple apparence.

D'autre part, chez les Oursins et les Étoiles de mer, la glande ovoïde et le canal du sable sont toujours étroitement accolés; qu'est devenu le

canal du sable chez les Comatules? Peut-on le considérer comme représenté par le premier tube hydrophore? Ce tube présente, en effet, quelques analogies de disposition avec celui des Holothuries et celui des Ophiures; l'appareil axial des Oursins et des Étoiles de mer serait alors dissocié chez les Comatules, le canal du sable demeurant très court et isolé de la glande ovoïde. Mais le canal du sable est toujours unique chez les Oursins, et presque toujours chez les Étoiles de mer, les Ophiures et les Holothuries; il y en a, au contraire, plusieurs centaines chez les Comatules adultes; est-il permis d'assimiler sans hésitation des organes dont le nombre et les connexions sont si réguliers dans un cas, si variables dans un autre? C'est là une difficulté nouvelle.

Je ne considérais pas non plus comme à l'abri de tout reproche l'assimilation que j'ai indiquée dans ma note des *Comptes rendus* entre le canal du sable des Astéries et des Oursins et la partie glandulaire de l'organe axial des Comatules, sans cela je ne l'aurais pas simplement indiquée, mais démontrée. On pouvait lui opposer, en effet, que le canal du sable est toujours, chez les Échinodermes, un diverticulum formé de très bonne heure du sac ou de l'anneau aquifère, et que l'organe axial des Comatules ne semble pas avoir de rapports avec cet anneau. Mais à ce moment, l'origine précise de l'organe dorsal n'était pas établie, l'objection n'était pas possible; aussi Herbert Carpenter ne l'a-t-il point faite, bien que ce fût la seule sérieuse.

J'étais, du reste, plus que personne, pénétré de la valeur de l'objection, puisque le problème général que je m'étais posé en entreprenant ce Mémoire était justement de déterminer l'origine des organes dont la nature était controversée, et d'étudier leurs transformations diverses; j'étais aussi assuré d'arriver à en déterminer la valeur par la méthode embryogénique que je suivais. C'est elle qui m'a permis de distinguer nettement la partie primitive, fondamentale, essentiellement glandulaire, de l'organe axial, des parties secondaires, adventives, qui l'enveloppent plus tard et sont seules assimilables à un plexus de canaux; de démontrer, ou du moins je l'espère, que cette partie glandulaire dont la structure rappelle momenta-

nément celle du canal du sable des jeunes Astéries n'a, en réalité, rien à faire ni avec ce canal, ni avec ce qu'on nomme l'appareil vasculaire, et n'est autre chose que la partie originelle des glandes génitales; d'établir enfin que les *canaux d'irrigation* qui enveloppent le *stolon génital* se forment d'une manière tout à fait indépendante, et en contractent avec lui que de simples rapports de *contiguïté.*

Cette analyse délicate, qui a demandé beaucoup de temps et de peine, permet d'assigner tout de suite leur rôle physiologique aux divers organes confondus chez les Comatules sous le nom d'*organe dorsal;* ils laissent encore intact le problème morphologique de l'assimilation de ces organes avec les organes des Astéries et des Oursins qui semblent leur correspondre. Il est évident que, contrairement à ce que j'avais cru un moment possible, ce que j'appelle aujourd'hui le *stolon génital* des Comatules n'a aucun rapport avec le canal du sable des Astéries et des Oursins; il est non moins évident que l'*organe dorsal* ou *glande plexiforme* ne peut plus être comparée *en totalité* avec la glande ovoïde des Oursins, comme le fait, avec une prudence qui n'est pas encore suffisante, Herbert Carpenter. Mais le stolon génital ne correspondrait-il pas lui-même à la glande ovoïde?

Jusqu'à présent, l'embryogénie ne s'oppose nullement à cette assimilation. La glande apparaît de très bonne heure chez les Astéries; elle se montre chez l'*Asterias Hyadesi* E. P., du cap Horn, qui porte ses jeunes fixés à sa face ventrale, comme un corps plein (non comme un plexus) à éléments anatomiques peu différenciés, parallèle au canal du sable, issu du feuillet péritonéal qui recouvre immédiatement la partie dorsale du sac stomacal, et contenant encore de nombreuses masses vitellines. Ce corps est déjà accolé au canal du sable et enfermé avec lui dans une membrane commune. S'il était établi que de cet organe peu différencié naissent les glandes génitales, l'identification avec le stolon génital des Comatules serait complète. Cela n'est pas; toutefois ce corps est un centre très actif de production et d'éléments anatomiques dont les uns prennent part à la constitution des parois du corps, d'autres à la constitution des enveloppes du canal du sable, tandis que d'autres encore deviennent

libres pour constituer les corpuscules flottants de la cavité générale, ou subissent sur place la dégénérescence pigmentaire. Il ne serait pas impossible qu'un organe dont les éléments ont un sort si variable ait pu, dans certains types, devenir le point de départ de l'appareil génital : *glande ovoïde* des Oursins, la *glande plastidogène* des Étoiles de mer et le *stolon génital* des Comatules seraient dès lors des organes homologues.

A quoi correspondrait maintenant le plexus de canaux d'irrigation qui entourent le stolon génital chez les Comatules? L'assimilation directe de ce plexus avec le canal du sable des Astéries et des Oursins est impossible, maintenant que nous savons que le premier tube hydrophore des Comatules se constitue exactement comme le canal du sable des autres Échinodernes et présente les mêmes rapports avec l'extérieur. Mais le canal du sable ne demeure pas isolé chez les Oursins et les Astéries; chez les premiers, il communique avec le système des canaux intestinaux, tout à la fois sous la plaque madréporique et par les vésicules de Poli; chez les secondes, il s'ouvre latéralement, d'après mes recherches sur l'*Asterias Hyadesi*, dans le sac qui l'enveloppe, et se continue avec les canaux sous-tentaculaires. Ces connexions nous permettront d'avancer la solution de la question, quand nous saurons mieux comment se développe et se transforme l'appareil d'irrigation des Comatules.

Développement des appareils hydrophores. — Dans les phases précédentes, l'anneau ambulacraire péribuccal s'est complètement constitué, mais il ne porte encore qu'un seul tube hydrophore traversant les parois du corps en s'amincissant pour former un canal intrapariétal qui aboutit au premier entonnoir vibratile. On se souvient que nous avons donné le nom d'*appareil hydrophore* à l'ensemble constitué par un *tube hydrophore*, un *canal intrapariétal* et un *entonnoir vibratile*. Nous avons à décrire ici : 1° le mode de formation des nouveaux tubes hydrophores; 2° les changements que subissent dans leurs diverses parties les appareils hydrophores.

Le deuxième tube hydrophore se forme pendant la période qui sépare l'apparition des bras de l'apparition des cirres. Il doit être cherché dans la

coupe verticale, qui comprend à la fois la région moyenne de l'œsophage, la partie supérieure du stolon génital et l'origine de l'intestin; il se trouve par conséquent dans l'interradius antérieur droit. Les bras ont alors à peu près la longueur du calice. C'est la phase à laquelle appartiennent les figures 56, 57, 89 et 90. A l'état le plus jeune où je l'aie aperçu, le futur tube hydrophore est représenté par un bourgeon cellulaire plein, presque sphérique, auquel correspond une légère dépression du plancher inférieur de l'anneau ambulacraire, intéressant la moitié de ce plancher qui est immédiatement en contact avec la paroi du corps (*pl.* VII, *fig.* 66, *xh*). Le fond de cette dépression est formé par des cellules jeunes, arrondies, vivement colorées par l'éosine, plus colorées que les cellules du bourgeon, qui demeurent arrondies, pressées les unes contre les autres, présentent un grand noyau et un petit nucléole, et n'ont pas encore l'aspect si caractéristique des cellules épithéliales des tubes hydrophores complètement développés. Ce bourgeon formé aux dépens des éléments entodermiques de l'intérieur de l'anneau ambulacraire refoule naturellement devant lui, pour s'en revêtir, les parties de mésoderme et d'entoderme issues du sac péritonéal supérieur qui tapissent la face inférieure de l'anneau ambulacraire; mais ces tissus ne forment à sa surface qu'une mince membrane de revêtement par laquelle le tube demeure relié aux parois du corps, sans que cette membrane acquière d'autre importance. La proximité du bourgeon et des parois du corps semble expliquer assez bien comment le tube hydrophore peut s'accoler à ces parois et les traverser pour s'ouvrir au dehors. Mais il serait imprudent de s'arrêter à cette explication théorique avant de savoir exactement de quelle façon se constituent les pavillons vibratiles qui les terminent.

Or, sur la coupe que présente notre bourgeon (1) et sur la suivante, on aperçoit nettement en *xs*, le contour d'un entonnoir vibratile déjà bien caractérisé, ayant son ouverture dirigée vers le bas et continué par un canal intrapariétal en voie de formation, remontant dans l'épaisseur des parois du corps jusqu'à toucher l'anneau ambulacraire, au point précis où

(1) Planche VII, figure 66.

naît le bourgeon du tube hydrophore. J'ai pensé d'abord que c'était là une simple apparence due à quelque accident de préparation.

Si c'était là une disposition normale, il semblait nécessaire d'admettre pour l'entonnoir vibratile et le canal intrapariétal du deuxième appareil hydrophore, et probablement pour les suivants, une origine différente de celle de son tube hydrophore, différente aussi de l'origine de ces mêmes parties dans le premier appareil hydrophore où le tube hydrophore se continue manifestement à travers les parois du corps jusqu'au pavillon vibratile, tout autrement placé et dont il diffère fort peu. Cette conclusion me paraissait difficile à admettre.

L'examen de préparations faites sur des Comatules très jeunes mais de divers âges montre cependant que la disposition de la figure 66 est bien réellement celle que présentent les entonnoirs vibratiles de nouvelle formation. Tandis que le premier était situé au niveau de l'anneau ambulacraire et avait son axe perpendiculaire à la paroi du corps, les autres sont situés au-dessous de l'anneau ambulacraire, leur ouverture est dirigée vers le bas, et leur axe est très oblique de bas en haut et de dehors en dedans par rapport aux parois du corps (1).

De plus, le tube hydrophore, au lieu d'aller franchement vers les parois du corps et de s'y engager de suite, est souvent recourbé brusquement sur lui-même et disposé comme s'il avait été refoulé vers l'intérieur. On sera frappé du contraste que présentent, à cet égard, les tubes hydrophores représentés dans les figures 78e t 79 de la planche 8. Le premier (*fig.* 79, *h'*), situé à gauche et au-dessus de la plaque anale, et plus développé que les autres, se porte directement vers l'extérieur en se courbant légèrement; il demeure enfoncé dans presque toute sa longueur à l'intérieur d'un lambeau de tissu, d'une sorte d'expansion irrégulière de la paroi du corps, située entre la bouche et l'anus. Les quatre autres, dont trois sont contenus dans les coupes des figures 78 et 79, sont plus courts; il n'existe pas autour d'eux d'expansion de tissus; les uns sont dirigés perpendiculairement au plan de l'anneau

(1) Planche V, fig. 45, 46, s_2; planche VIII, fig. 79, *s*.

ambulacraire, les autres obliquement vers l'extérieur; leur extrémité la plus éloignée de cet anneau est brusquement recourbée, comme si le tube s'était développé en demeurant fixé par ses deux extrémités rapprochées l'une de l'autre et avait grandi de manière à former une sorte de boucle. Le premier tube hydrophore garde donc un aspect et des rapports particuliers; il est facilement reconnaissable, même en dehors de ses connexions, tant que les autres tubes ne sont ni très nombreux, ni très développés. Ce tube se forme pour ainsi dire en une seule fois, comme nous l'avons vu, et ses parties se différencient ensuite de manière à former le premier appareil hydrophore; pour les autres, la formation a lieu pour ainsi dire en deux temps, mais chaque appareil n'en procède pas moins tout entier de l'anneau ambulacraire.

Du fond de cet anneau part, en effet, au point où doit se former un appareil hydrophore, un cordon cellulaire qui s'allonge dans l'épaisseur des téguments sans en sortir (*pl.* VII, *fig.* 66, *xs*), et arrive ainsi jusqu'à la paroi externe du corps. Dans l'axe de ce cordon s'ouvre bientôt un canal qui débouche à l'extérieur : ainsi se trouvent constitués l'entonnoir vibratile et le canal pariétal; alors un nouveau bourgeon se développe au contact de la paroi du corps et de l'anneau ambulacraire, en continuité d'une part avec l'anneau ambulacraire, d'autre part avec le cordon cellulaire qui l'a précédé; ce bourgeon se développe en pénétrant dans la cavité générale (*pl.* VII, *fig.* 66, *xh*).

Il est d'abord plein et sphérique, composé de cellules toutes semblables entre elles, arrondies, assez faiblement colorées par l'éosine, pourvues d'un noyau très distinct. Ce bourgeon présente d'abord un pincement dans un plan perpendiculaire au rayon de l'anneau ambulacraire. Ce pincement s'accentuant peu à peu, divise le bourgeon en deux moitiés accolées, dont chacune devient une branche du tube hydrophore, d'abord recourbé en boucle (*pl.* VIII, *fig.* 78, *h'*), puis en U (*pl.* VII, *fig.* 67, *h*), puis simplement coudé à son extrémité. Ainsi, l'appareil hydrophore se produit en quelque sorte en deux temps; il est composé désormais de deux parties continues l'une avec l'autre, mais qui se forment successivement : 1° la partie contenue dans

l'épaisseur des parois du corps, comprenant l'entonnoir vibratile et le canal pariétal; 2° la partie contenue dans la cavité générale, ne comprenant que le tube hydrophore. Le tube hydrophore n'a pas à perforer les parois du corps pour s'ouvrir à l'extérieur, puisque sa partie intrapariétale se forme d'emblée, et l'on comprend sans difficulté la direction des entonnoirs vibratiles, leur position au-dessous de l'anneau ambulacraire, leur développement précoce par rapport au tube hydrophore, la forme de ce dernier, enfin les caractères qui distinguent les nouveaux appareils hydrophores du premier.

Ces différences entre le premier appareil hydrophore et ceux qui apparaissent immédiatement après lui sont à remarquer; elles montrent, en effet, que dans la comparaison morphologique des Comatules avec les autres Échinodermes, rien n'oblige à considérer comme absolument équivalents tous ces appareils. Le premier peut être mis à part, considéré, par exemple, comme essentiellement typique, les autres comme adventifs, ce qui diminue déjà la distance précédemment signalée entre les Échinodermes ne possédant qu'un seul appareil hydrophore et les Crinoïdes que caractérise une multiplication vraiment étonnante de ces appareils.

Pendant que se forment par le procédé que nous venons de décrire de nouveaux appareils hydrophores, le premier, celui de la larve cystidéenne, subit d'importantes modifications, représentées dans les figures 16, 64, 58 et 59.

Nous avons déjà constaté que, durant la phase cystidéenne, la partie du premier tube hydrophore contenue dans les parois du corps se décompose en deux parties : l'*entonnoir vibratile*, qui atteint rapidement sa forme définitive et demeure remarquable par le bel épithélium dont ses parois sont revêtues ; le *sac pariétal*, dont les parois sont très amincies, mais qui conserve encore dans l'épaisseur du corps le calibre et la direction du tube hydrophore primitif.

La figure 64 montre une première modification du sac pariétal. Le tube hydrophore h_1, *tout entier contenu dans l'expansion de la paroi du corps* dont nous avons déjà parlé, se montre dans toute sa longueur. Une pareille

préparation détruit évidemment plus complètement encore, s'il est possible, que celles déjà soumise à l'examen du lecteur, l'assertion de Ludwig, si ardemment défendue contre moi par Herbert Carpenter, que le premier tube hydrophore s'ouvre librement dans la cavité générale; on ne peut même pas dire qu'il soit libre *dans le cas actuel*, mais il peut y avoir à cet égard des différences individuelles ou des différences dues à l'âge. L'expansion tégumentaire dans laquelle il est contenu, ou tout au moins à laquelle il adhère intimement, est d'ailleurs pleine et n'a rien à faire avec la poche qui, suivant Ludwig, contiendrait le premier tube hydrophore, poche que je n'ai jamais rencontrée chez les individus que j'ai observés. Elle maintient naturellement le premier tube hydrophore dans sa position naturelle et prévient pour lui les ruptures, si fréquentes pour les autres, qui ont fait croire à une libre communication entre eux et la cavité générale.

Comme d'habitude, le premier tube hydrophore se recourbe vers le haut, se rétrécit légèrement au moment où il change brusquement de structure, ou, si l'on veut, au moment où il se termine pour être aussitôt continué par le sac pariétal sh_1. Le calibre de ce sac augmente ici rapidement et égale bientôt le double du diamètre du tube; le sac change en même temps de direction pour atteindre finalement l'entonnoir vibratile; cet entonnoir se trouve sur la coupe qui suit celle que nous avons représentée et que nous avons cru inutile de reproduire, parce que la continuité des sacs et tubes intrapariétaux avec les entonnoirs vibratiles ne fait de doute pour personne, et que la continuité de toutes les parties de l'appareil est d'ailleurs représentée dans les figures 4, 8, 9, 10, 16, 21, 22, 57, 58, 59 et d'autres encore relatives à l'état adulte des Comatules.

Les figures 56 et 57 représentent une phase plus avancée du développement du sac pariétal. A cette phase, où déjà apparaissent les rudiments d'un second appareil hydrophore, tout au moins, dans la préparation que nous avons sous les yeux, l'expansion tégumentaire est moins développée que dans la précédente; le tube hydrophore h_1 est en partie dégagé, et les parois du corps semblent avoir grandi plus vite que lui, car, au lieu de se recourber en anse, il est presque rectiligne, horizontal, et appliqué contre

le plancher inférieur de l'anneau ambulacraire, comme on peut le voir dans la figure 56.

La figure 57 représente la coupe suivante : on y voit h_1 l'entrée du tube hydrophore h_1 dans l'expansion tégumentaire réduite; une partie du tube a été enlevée par le rasoir ou entraînée, pendant les lavages à l'essence de térébenthine, faute d'une adhérence suffisante avec les tissus voisins, mais la place qu'elle occupait dans ces tissus est nettement marquée, et à sa suite l'extrémité du tube reparaît avec sa structure caractéristique. Aussitôt après vient le sac interpariétal sh_1, très dilaté, d'abord horizontal à sa partie inférieure, où il s'unit avec le tube hydrophore, mais se redressant bientôt pour courir obliquement vers l'entonnoir vibratile s_1, que l'on voit en entier dans la préparation. Ici le sac pariétal ne se borne plus à continuer vers le haut le tube hydrophore en augmentant beaucoup son calibre; il le dépasse vers le bas, par suite de l'accroissement du cul-de-sac inférieur et latéral qu'il présentait d'abord dans la figure 64. Ce cul-de-sac, continuant à se développer vers le bas, passe sur le côté du tube hydrophore, s'avance au-dessous de lui vers la cavité générale, en se dilatant toujours, et occupe ainsi la plus grande partie de l'expansion tégumentaire. Le tube hydrophore ne semble plus désormais être l'organe initial aux dépens duquel le sac pariétal s'est formé ; on le prendrait plutôt pour un appendice latéral de ce dernier. Comme l'épithélium très épais de l'entonnoir vibratile et du tube hydrophore se colorent très vivement sous l'action du picro-carminate et de l'éosine, ils apparaissent au premier coup d'œil ; les parois minces et délicates du sac pariétal demandent au contraire plus d'attention pour être aperçues ; il ne serait pas étonnant que, dans des préparations mal venues ou faites à l'aide d'individus conservés depuis longtemps dans l'alcool, elles fussent difficiles à voir ou même indistinctes. Mais des observations faites dans ces conditions ne sauraient prévaloir contre des préparations que tout le monde, j'espère, jugera démonstratives, et qui ont été représentées avec la plus scrupuleuse fidélité, sans ajouter ni retrancher un trait, sans laisser place à aucune interprétation, dans les planches qui accompagnent ce mémoire. En présence des figures très schématiques du

mémoire de Ludwig et de la confiance, en partie méritée, accordée à ce travail, qui représente un grand effort, j'ai cru devoir m'attacher à mettre sous les yeux des lecteurs les pièces mêmes du procès, afin que chacun puisse juger par lui-même de la valeur de mes assertions contraires à celles de l'auteur allemand. Cela était d'autant plus nécessaire que les figures du mémoire d'Herbert Carpenter sur les Crinoïdes fixés, quoique plus près de la réalité, sont trop mal lithographiées et tiennent trop peu de compte de la structure histologique pour qu'il soit possible de décider par leur examen entre deux opinions contraires.

Au moment où la jeune Comatule se détache, les choses en sont à peu près là. Il est facile de s'assurer par l'examen des figures 27, 28, 29, 30, qu'à chacun des tubes hydrophores h_3, h_4, représentant des coupes prises dans une même série, correspondent un sac pariétal s_3, s_4 et un entonnoir vibratile sh_3, sh_4 de même structure que ceux du premier appareil hydrophore. Ces figures, où toutes ces parties se correspondent cependant si exactement, sont un exemple de la facilité avec laquelle se rompent les tubes hydrophores à leur entrée dans la paroi du corps; un seul est demeuré engagé dans les parois, les autres paraissent s'ouvrir librement dans la cavité générale; mais ces *préparations négatives*, que j'ai obtenues comme tout le monde, perdent toute signification en présence des *préparations positives* où, à des phases antérieures comme aux phases les plus avancées du développement, la continuité de toutes les parties d'un même appareil hydrophore est nettement établie.

Après la mise en liberté de la jeune Comatule, le premier sac pariétal continue son développement. Celui de la jeune Comatule à cinq pinnules, dont nous avons déjà plusieurs fois parlé, est représenté tout entier en sh_1, dans la figure 59. Il est devenu énorme, plus large même que l'entonnoir vibratile qui le termine. Le tube hydrophore l'entoure horizontalement; on n'en voit que deux coupes dans la figure 59; mais la position même de ces coupes montre que l'organe n'est pas plus libre qu'auparavant; il se trouve, en effet, tout entier accolé contre le sac dans la coupe suivante. La figure 58 représente un tube hydrophore un peu moins développé qui continue à

s'ouvrir dans un sac l'ayant notablement dépassé. Dans la figure 59, la longueur du sac située au-dessus du tube égale la longueur placée au-dessous. Mais le sac fait maintenant lui-même hernie dans la cavité générale; son extrémité inférieure paraît comme boursouflée; elle n'a aucune communication avec la cavité générale; mais, fait remarquable, *elle se continue maintenant avec plusieurs vaisseaux;* l'un d'entre eux seulement est représenté en *ib*, passant derrière l'œsophage. Un progrès considérable est désormais accompli dans le développement de notre remarquable Zoophyte; nous verrons, en étudiant le développement de l'appareil d'irrigation, comment cette disposition si nouvelle a été réalisée; mais il nous faut auparavant poursuivre l'étude des modifications des appareils hydrophores qui se sont formés depuis le premier.

Les tubes hydrophores des appareils ne restent pas longtemps en contact avec la paroi du corps par leur extrémité opposée à l'anneau ambulacraire. Chacun d'eux n'est bientôt plus relié à l'entonnoir vibratile correspondant que par un canal à parois minces, plus ou moins long, qui, après avoir traversé les parois du corps, présente un trajet plus ou moins long dans la cavité générale.

Une simple élongation de la partie du bourgeon, comprise entre la paroi du corps et le tube hydrophore, suffit à produire ce canal pendant que le tube hydrophore proprement dit continue lui-même à s'allonger; il y a donc là encore un phénomène d'accélération de développement, toutes les parties de l'appareil hydrophore se produisant simultanément, au lieu de se produire successivement comme dans le cas du premier d'entre eux. Il est à remarquer qu'il ne se produit pas de sac, mais directement un tube pariétal (1).

Jusqu'ici, la production des entonnoirs vibratiles et celle des tubes hydrophores sont demeurées liées entre elles; mais déjà, dans la jeune Comatule à cinq pinnules qui nous a permis de déterminer les connexions du stolon génital, cette correspondance n'existe plus. On compte neuf pa-

(1) Planche VIII, fig. 78, *s*.

villons vibratiles, et il n'existe que six tubes hydrophores. Cette discordance de nombre peut tenir momentanément à ce que la partie intrapariétale de chaque appareil hydrophore se développe un peu plus vite que la partie située dans la cavité générale. Mais ce n'est pas là la seule cause. On peut voir, en effet, sur la figure 65 deux pavillons vibratiles voisins, dont l'un *s'* se continue avec un canal pariétal *sh* aboutissant à un tube hydrophore, mais il n'en est plus ainsi de l'autre *s''*, qui se continue directement avec un des rameaux *mi* de l'appareil d'irrigation, dont les canaux courent déjà en assez grand nombre parmi les viscères, et dont quelques-uns se sont, comme on sait, mis en communication avec le premier appareil hydrophore. Ces appareils cessent donc désormais d'être de simples dépendances du système des canaux ambulacraires. Le premier entonnoir vibratile n'était que l'orifice externe du premier tube hydrophore, les quatre ou cinq suivants ont conservé d'étroites connexions avec les tubes hydrophores orrespondants ; mais ces tubes manifestent déjà une indépendance plus grande vis-à-vis d'eux, quoiqu'ils soient encore étroitement dépendants de l'appareil ambulacraire, puisqu'ils sont formés à l'aide de bourgeons qui en émanent. Comme cet appareil s'est mis en continuité avec l'appareil d'irrigation, l'eau doit arriver plus abondamment partout ; il se forme un certain nombre d'entonnoirs supplémentaires qui, d'abord, viennent doubler en quelque sorte ceux qui existent déjà et se montrent toujours dans leur voisinage immédiat, comme on le voit sur la figure 65. Enfin les entonnoirs vibratiles arrivent à se former directement comme des dépendances immédiates de l'appareil d'irrigation.

Un grand nombre des entonnoirs qui se forment ainsi sont encore reconnaissables, dans les premiers temps de la mise en liberté de la Comatule, à certains caractères que nous n'avons pas rencontrés jusqu'ici. Le premier entonnoir vibratile différait légèrement par sa forme, beaucoup par son orientation, des quatre suivants. Ceux qui se forment comme des dépendances directes de l'appareil d'irrigation sont reconnaissables à ce qu'ils sont, en quelque sorte, divisés en deux parties perpendiculaires entre elles. Le vaisseau qu'ils terminent se prolonge dans l'épaisseur des parois du

corps en un canal presque parallèle à ces parois, le *canal pariétal*, que termine un renflement creux limité par un seul rang de grandes cellules. Ce renflement a la même orientation que le canal pariétal, c'est-à-dire qu'il est parallèle aux parois du corps. A son intérieur vient s'ouvrir un court tube conique, perpendiculaire à la fois aux parois du corps et à celles du renflement, tube dont la base évasée est tournée vers l'extérieur. Il semble donc que le renflement terminal ait une origine différente de celle de l'infundibulum, et celui-ci paraît, en effet, se former de l'extérieur vers l'intérieur, et être représenté par un groupe de cellules disposées en cercle qui appartiennent à la couche externe des téguments. Tout au moins ces groupes de cellules sont-ils fort nombreux au moment du développement le plus actif des entonnoirs vibratiles.

Malgré tout, un peu plus tard, rien ne distingue plus au point de vue histologique les pavillons vibratiles qui présentent ces origines diverses. Ni le principe des connexions, ni l'embryogénie, ne permettent de les considérer comme morphologiquement équivalents, et cependant, non seulement leur identité est absolue, mais nous venons de voir que leur transfert d'un appareil à un autre, ou plutôt leur mise en commun entre deux appareils d'abord distincts, puis confondus, s'est faite graduellement; il s'ensuit qu'on ne peut réellement établir entre eux aucune démarcation, et qu'on est amené par là à les considérer non seulement comme analogues au point de vue de la fonction, mais aussi comme homologues. C'est là une preuve de l'impossibilité de donner une valeur absolue aux principes établis *à priori* comme une simple conséquence des faits, abstraction faite de toute tentative d'explication de ces faits, s'agit-il même d'un principe aussi universellement accepté et aussi fécond que le *principe des connexions*. Si, dans un type déterminé d'organismes, les organes présentent toujours entre eux les mêmes rapports de position, ce n'est pas simplement en vertu d'une loi ayant en elle-même sa cause suffisante; E. Geoffroy Saint-Hilaire avait déjà pensé que la raison de cette fixité des connexions était que les organes se développaient successivement les uns des autres dans un ordre déterminé et constant. On en a conclu que les organes ho-

mologues devaient toujours avoir exactement la même origine et que, dans les cas douteux, le meilleur moyen de rechercher si vraiment deux organes pouvaient, dans des animaux différents, ou dans le même animal, être considérés comme homologues, était de déterminer si, oui ou non, ils étaient produits de la même façon par le même organe préexistant. L'application de cette règle a rendu les plus grands services; mais elle suppose, à son tour, réellement prouvé, que le mode de développement des organes, dans un même type organique, n'est susceptible de subir aucune modification. Beaucoup de naturalistes raisonnent et discutent, comme s'il en était nécessairement ainsi, si bien que toute différence dans le mode de développement est devenue une raison pour séparer des animaux cependant absolument voisins à l'état adulte, tandis que la moindre ressemblance à l'état larvaire a suffi pour rapprocher les plus disparates; on considère à peine les *Sagitta* comme des Vers, et les *Balanoglossus* sont presque devenus des Échinodermes pour les embryogénistes. Il est certain cependant que, même dans les groupes dont les formes ne sont que des modifications relativement légères d'un type constant, et par le nombre, et par la disposition des parties, l'accélération embryogénique peut amener pour les organes des modes de formation assez différents ; que dire, dès lors, de groupes comme celui des Échinodermes, où tout est encore si variable qu'on ne sait, après cinquante ans d'efforts, comment comparer une Étoile de mer avec un Oursin, un Oursin avec une Comatule ?

Nous venons de voir les pavillons vibratiles de la face ventrale du disque contracter trois connexions différentes; il est fort probable que de même les tubes hydrophores ne commencent pas constamment par s'ouvrir directement à l'extérieur pour en arriver ensuite à ne conserver de relation directe qu'avec l'appareil d'irrigation. Quand les canaux composant cet appareil deviennent assez nombreux autour de la bouche, ils sont forcément rencontrés par les bourgeons producteurs des tubes hydrophores au cours de leur croissance; une partie de ces tubes s'ouvrent ainsi directement à leur intérieur; les canaux d'irrigation, intermédiaires des échanges entre tous les organes, deviennent alors, même au point de vue morphologique,

les intermédiaires obligés entre les entonnoirs vibratiles et les tubes hydrophores. Grâce à leur existence, les deux sortes de parties terminales des appareils hydrophores sont définitivement dissociées ; il n'y a plus entre elles ni rapport de continuité, ni rapport de nombre, ni rapport de position. Tout se passe désormais comme s'il n'y avait jamais eu une connexion intime entre les entonnoirs vibratiles et les tubes hydrophores. De fait, le lien entre ces deux sortes d'organes a été méconnu par tous ceux qui n'ont étudié que les Comatules adultes, et l'impression reçue de cette étude de l'animal adulte est tellement forte que Ludwig n'a pas cherché à expliquer la relation indirecte qu'il a constatée entre les tubes hydrophores et les entonnoirs vibratiles chez les larves cystidéenne et phytocrinoïde, et que, même après que j'ai annoncé qu'il existait une continuité directe entre ces parties, Herbert Carpenter n'a pu renoncer à l'opinion de Ludwig.

Tout ce que nous venons de dire montre qu'une connaissance plus complète de la disposition des appareils hydrophores ne peut être obtenue avant d'avoir suivi le développement de l'appareil d'irrigation, qui vient, en partie, s'intercaler entre leurs organes terminaux.

Lorsqu'on commence l'étude du développement de l'appareil d'irrigation par l'examen des plus jeunes larves, il semble au premier abord que les premiers linéaments de cet appareil ne se montrent que tardivement, et c'est, en effet, ce que nous avons cru pendant longtemps. Mais en procédant en sens inverse, en rétrogradant de formes où les principales parties de cet appareil sont reconnaissables jusqu'à des formes de plus en plus jeunes, on ne tarde pas à s'apercevoir que des parties, en apparence tout à fait indépendantes de cet appareil, préparent en réalité sa formation. Il faut dès lors remonter jusqu'à la larve cystidéenne pour en découvrir les premières traces. Le développement de l'appareil d'irrigation fait suite, en quelque sorte, au développement de la cavité générale, et il est indispensable, pour le bien saisir, d'avoir présentes à l'esprit les modifications successives présentées par cette cavité depuis la phase cystidéenne.

Développement des membranes, trabécules et cloisons de la cavité

GÉNÉRALE. — Nous avons précédemment décrit les transformations subies par les parties diverses des poches péritonéales. On peut dire que les parties de ces poches qui demeurent appliquées contre des parois continuent à former des feuillets pleins; celles qui cloisonnaient la cavité du corps se résolvent au contraire en trabécules. La cavité générale qui, plus tard, se subdivisera encore, quoique d'une façon toujours incomplète, en trois cavités distinctes peut, durant la phase phytocrinoïde, être considérée comme une cavité unique traversée par des trabécules qui paraîtraient disposés sans règle, si l'étude du développement n'avait permis d'établir que les uns résultent de la dissociation des cloisons primitives, et ont par conséquent des connexions à peu près fixes, tandis que les autres sont adventifs et résultent du développement de cellules mésodermiques. Ceux-ci masquent par leur irrégularité la disposition fondamentalement régulière des premiers. Malgré cette quasi-disparition des cloisons, elles n'en ont pas moins joué un rôle important, déterminé des connexions, établi un canevas de la disposition des organes qui ne seront plus modifiés par la suite.

C'est à elles, par exemple, que sont dus : la division des bras en deux cavités superposées, la position du rachis génital au-dessous de la cloison de séparation de ces cavités, les supports fondamentaux du stolon génital, la structure de l'organe cloisonné ; c'est encore à elles que seront dus, nous allons le voir, certains traits essentiels de l'appareil d'irrigation.

Quelques parties du cloisonnement primitif gardent cependant une consistance plus grande. Ce sont (*pl.* II, *fig.* 15) : 1° au-dessous du premier tube hydrophore, la partie de la double cloison horizontale résultant de l'adossement des poches péritonéales; 2° entre le fond de la concavité de la courbure du tube digestif et l'axe péritonéal du pédoncule, une sorte de ligament, reste du mésentère réunissant le stolon génital au feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure et à la partie de ce feuillet invaginée dans le pédoncule ; 3° une membrane, autre reste de ce mésentère, tendue comme une membrane incomplète entre le stolon et la paroi externe de l'estomac. Cette membrane *m* présente sur sa face tournée vers le stolon génital des fibres longitudinales fort régulières. Mais ces fibres ont, nous l'avons fait

remarquer, une autre origine que le fond même de la membrane. Elles se rattachent directement au tissu mésodermique réticulé du pédoncule, au milieu duquel il est facile de les suivre jusqu'aux cellules auxquelles elles se rattachent ; elles naissent en dehors du rudiment entodermique de l'organe cloisonné, assez loin, par conséquent, du stolon génital et du côté externe de ce stolon, du côté opposé à l'estomac, par conséquent. Il en résulte qu'elles croisent la partie inférieure de ce stolon, pour se porter sur la face interne et contribuer à former avec le mésentère vertical une membrane fibreuse qui le revêt en partie et qui est interposée entre l'estomac et lui. Cette membrane fibreuse va jouer un rôle important dans le cloisonnement secondaire de la cavité générale, qui a lieu en même temps que se développe l'appareil d'irrigation. Nous avons vu quel était le résultat de la pénétration entre le stolon génital et le sac stomacal de la cloison mésentérique primitive refoulée par le développement de l'œsophage et de son reploiement autour du stolon, à qui elle forme une enveloppe lâche, d'abord partielle, puis à peu près complète.

Nous allons d'abord la suivre dans les diverses phases de sa rapide extension. Afin d'en faire bien faire saisir les particularités, qui toutes ont leur importance, nous l'étudierons successivement : 1° au moment de la période cystidéenne; 2° au moment où les bras viennent de se bifurquer; 3° au moment de l'apparition des cirres; 4° au moment de la mise en liberté; 5° au moment où le nombre des pinnules des bras est d'environ 25, où les organes ont tous atteint, par conséquent, un développement voisin de leur état définitif.

A la fin de la phase cystidéenne, la membrane fibreuse (*fig.* 15, *m* ; *fig.* 23, *mf.*) est tendue entre le stolon génital d'une part, l'œsophage et le sac stomacal d'autre part. Sa partie la plus rapprochée du fond de l'anse intestinale n'est représentée que par des fibres verticales, pourvues d'un noyau. L'enveloppe propre du stolon se prolonge en ligne droite au-dessus de lui jusqu'au plancher buccal. Il en est de même de la membrane avec laquelle sont en continuité des fibres passant sur les autres et représentant l'ancien mésentère horizontal, tandis que d'autres se dirigent obliquement

vers le plancher de l'anneau ambulacraire et paraissent être d'origine mésodermique. Du côté opposé, le premier tube hydrophore (*fig.* 22, h_1) est relié à la portion de cloison *c* située au-dessous de lui par une mince membrane verticale ; mais, dans cette région, le tissu mésodermique de la paroi du corps est manifestement en voie de prolifération, et chacun des trabécules qui vient s'y attacher se termine par une petite colonne cellulaire; quelques trabécules en portent aussi au contact de l'œsophage, ceux notamment qui sont tendus entre l'œsophage et le plancher buccal ; un petit bourgeon de semblables cellules (*fig.* 23, *x*,) s'avance même librement, nous l'avons dit, dans la cavité générale.

On ne saurait donc méconnaître, dans cette région, le début d'un travail histogénésique particulier.

Quand les bras ont commencé à se bifurquer (*pl.* X, *fig.* 89), les choses se sont déjà un peu modifiées ; la membrane fibreuse verticale conserve les mêmes rapports avec le stolon génital; ses fibres se sont seulement beaucoup développées, les unes continuent leur route du même côté de l'œsophage que le stolon génital; les autres du côté opposé, de sorte qu'elles peuvent être considérées comme en continuité avec tout le feuillet viscéral du sac péritonéal supérieur. Celles de ses fibres qui croisent le prolongement de l'enveloppe propre du stolon pour se porter en dehors sont maintenant réunies entre elles par une fine membrane parsemée de noyaux; elles viennent s'attacher à la paroi du corps, immédiatement au-dessous de l'anneau ambulacraire, formant ainsi une membrane qui demeure bien distincte du plancher inférieur de cet anneau. La membrane qu'elles supportent est manifestement en continuité avec le revêtemen tpéritonéal de la cavité du corps duquel sont issus les bourgeons cellulaires que nous avons signalés à leurs points d'attache, et qui ont très probablement produit la membrane.

Celle-ci doit naturellement se dédoubler pour se continuer tant avec la portion du revêtement péritonéal situé au-dessus du trabécule qui la soutient qu'avec celui qui est situé au-dessous. Elle constitue ainsi deux feuillets entre lesquels se pressent de nombreux éléments mésodermiques encore en partie contenus dans la paroi du corps, mais allongés en cellules bipolaires

de manière qu'un de leurs prolongements s'engage dans la membrane. La membrane se continue du reste sur toute la surface de l'œsophage, sur lequel elles applique par sa partie inférieure, tandis que sa partie supérieure s'en détache pour former tout autour de cet organe une cloison en forme d'entonnoir. Cette cloison n'atteint pas les parois du corps ; elle s'y rattache seulement de place en place par des trabécules assez régulièrement disposés qui viennent s'attacher aux parois du corps immédiatement au delà du plancher de l'anneau ambulacraire.

Avant la formation des bourgeons radiaux, l'anneau ambulacraire est accolé aux parois du corps, dont l'épaisseur est à peu près égale au diamètre de sa cavité. Les bourgeons radiaux n'étant que des replis verticaux digitiformes de la paroi du corps au-dessous de l'anneau ambulacraire, et remontant le long des cinq grands tentacules impairs, dont ils embrassent la base, la cloison de séparation entre la cavité du rayon et la cavité du canal ambulacraire est plus épaisse au niveau de l'anneau ambulacraire que le long du canal radial correspondant à la partie libre du tentacule ; mais, de chaque côté de ce dernier, la paroi primitive du corps est continue avec celle du bourgeon. Cette région s'épaissit beaucoup, se remplit de cellules mésodermiques en voie de multiplication et de développement, refoule légèrement devant elle la paroi de l'anneau ambulacraire et contribue ainsi à déterminer l'inclinaison vers l'extérieur du tentacule impair et son accolement au bourgeon. Cette région a d'ailleurs une grande importance, car c'est en raison de sa croissance que les rayons, qui d'abord s'élèvent libres et verticaux au-dessus du calice, seront peu à peu englobées par lui jusqu'au voisinage de la naissance des bras. Elle constitue en attendant une cloison qui limite latéralement chaque cavité radiale (*pl.* V, *fig.* 51, *mt*). Le mésentère primitif s'insère justement sur l'angle inférieur et extérieur de cette cloison, et c'est de là qu'il s'avance à l'intérieur du bourgeon radial pour séparer l'une de l'autre les deux cavités superposées de ce dernier. Il se rapproche, du reste, rapidement de la face dorsale du bourgeon, de sorte que la cavité inférieure de celui-ci est, dès le début, beaucoup plus petite que la cavité supérieure. Entre la face supérieure de cette cloison et la membrane

fibreuse ou le mésentère vertical qui sépare le stolon génital de l'estomac, la continuité est parfaite; cela vient confirmer l'origine que nous avons indiquée pour ce mésentère. Ainsi, malgré la disparition partielle des cloisons primitives, la cavité ventrale ou supérieure des rayons continue à correspondre à la cavité supérieure du calice; la cavité inférieure des rayons correspondant elle-même à la cavité péritonéale inférieure du calice, il n'y a aucune raison de distinguer pour le moment les trois cavités *intraviscérale*, *interviscérale* et *périviscérale* signalées par Ludwig. Il faut se rappeler d'ailleurs que la cloison entre les deux cavités primitives n'est plus représentée elle-même que par des trabécules très séparés les uns des autres, et qu'en somme, si la cavité viscérale est double au point de vue de son origine, elle est absolument simple au point de vue physiologique. Cependant cette cloison se renforce, se complète peu à peu. La membrane, continue avec le mésentère fibreux vertical qui enveloppe l'œsophage et s'écarte de lui dans sa région supérieure, pour s'attacher, par un cercle de trabécules, sur le bord extérieur de l'anneau ambulacraire, s'épaissit ainsi que ses trabécules; elle se sépare davantage de l'œsophage; membrane et trabécules se couvrent de cellules; enfin la membrane forme comme le plancher inférieur d'une sorte de chambre annulaire comprise entre l'anneau ambulacraire, le plancher buccal et l'œsophage, chambre dans laquelle sont contenus les tubes hydrophores (*pl.* V, *fig.* 44 *à* 47, 51 *à* 55, *mc*).

On peut appeler *chambre sous-ambulacraire* cette partie de la cavité générale qui est située immédiatement au-dessous de l'anneau ambulacraire et qui contient les tubes hydrophores, dépendances de cet anneau. Les choses restent à peu près dans cet état jusqu'au voisinage de l'époque où apparaissent les cirres. Seulement des fibres de plus en plus nombreuses, plus ou moins réunies par une sorte de palmure, formée par une délicate membrane cellulaire, se développent dans la chambre sous-ambulacraire ou au voisinage du diverticulum stomacal supérieur, qu'elles maintiennent en place.

Cependant le nombre des trabécules ne cesse d'augmenter autour de l'œsophage et à constituer, en s'unissant, des lambeaux membraneux de

plus en plus étendus qui tendent eux-mêmes à se rapprocher et à se confondre. Ces lambeaux membraneux contiennent toujours, comme le mésentère vertical primitif, deux catégories d'éléments (*pl.* VII, *fig.* 69 ; *pl.* IX, *fig.* 83 *et* 84) : 1° des fibres brillantes ξ, très longues, paraissant présenter une grande résistance, et qui forment, nous l'avons déjà dit, tout à la fois, le canevas, la charpente et l'appareil de soutien de la membrane ; 2° des cellules délicates dont les noyaux demeurent bien nettement distincts, mais qui sont elles-mêmes si mal délimitées qu'elles semblent former toutes ensemble une lame protoplasmique.

Il ne faut pas confondre les noyaux de la membrane, petits, circulaires, colorés en rose par l'éosine, avec les nombreux éléments jeunes qu'on observe à la surface de cette membrane, et qui, plus volumineux, plus fortement colorés, doivent être considérés comme de véritables cellules. Parmi ces éléments, les uns η conservent une forme arrondie, les autres π deviennent fusiformes, s'allongent par leurs deux extrémités opposées et finissent par se transformer en fibres nouvelles qui s'allongent à la surface de la membrane, et sur le trajet desquelles on n'aperçoit plus aucun noyau. Comme à la phase de développement que nous étudions, la multiplication des éléments de la membrane est très active ; il est facile de les suivre jusqu'à leur origine. On les voit, en effet, devenir de plus en plus nombreux à mesure que l'on se rapproche des points d'attache des trabécules membraneux soit avec les parois du corps, soit avec les parois de l'intestin. Mais, dans ces deux régions, leur aspect n'est pas le même. Au contact du tube digestif (*fig.* 84, *e*, η), là où il n'existe qu'une membrane péritonéale les éléments nouveaux sont de dimensions relativement petites, la plupart arrondis, quelques-uns deviennent fusiformes, mais leurs prolongements demeurent assez épais, pâles et granuleux ; on les voit se détacher des parties en voie de prolifération des membranes péritonéales, avec lesquelles ils forment parfois, par places, comme de très petits bourgeons. Au voisinage des parois du corps, les éléments sont plus gros ; tous ces éléments deviennent fusiformes, et leurs prolongements, d'abord très fins, grossissent peu à peu en demeurant homogènes et devenant de plus en plus brillants. On peut en suivre toutes

les transitions jusqu'aux éléments mésodermiques non différenciés formant les bandes contenues dans les parois du corps, éléments auxquels ils se relient souvent par leurs fibres terminales (*fig.* 81, *em, ms; fig.* 84, *em*). Dans les membranes de nouvelle formation, comme dans les mésentères primitifs, il y a donc des éléments mésodermiques, les *fibres de soutien*, et des éléments entodermiques, les cellules formant le fond de la membrane. De plus, ces éléments ne se forment pas sur place : les éléments entodermiques se détachent des membranes péritonéales, les éléments mésodermiques viennent de la couche mésodermique des parois du corps; les uns et les autres peuvent être considérés comme des éléments migrateurs, quoique leur déplacement soit dû, au moins en grande partie, à leur mode d'accroissement, et soit, par conséquent, en quelque sorte passif. Ce mode de formation des trabécules membraneux explique leur grande irrégularité et leur apparence fenestrée. Les fibres ont cependant une tendance à s'allonger parallèlement les unes aux autres, et forment tantôt des rubans fibreux aplatis, tantôt de plus ou moins volumineux faisceaux à section circulaire.

Par suite de la croissance des parois du corps entre l'anneau ambulacraire et la région où s'insère le plancher incomplet de la chambre sous-ambulacraire, ce plancher est peu à peu éloigné du plancher buccal ; d'autre part, le tube digestif qui tend à remplir de plus en plus la cavité générale refoule vers le haut les lambeaux du mésentère primitif. Les deux membranes ainsi rapprochées, unies d'ailleurs par des trabécules, deviennent difficiles à distinguer et se soudent d'ailleurs réellement en différents points. Ces soudures ont lieu notamment autour de l'œsophage ; vis-à-vis des rayons, les trabécules qui unissent la membrane supérieure aux parois du corps manquent, la double membrane s'écarte du plancher buccal et semble limiter inférieurement un tube conduisant d'une part dans la cavité supérieure du rayon, de l'autre dans la chambre sous-ambulacraire et de là dans un espace correspondant à ce que Ludwig appelle la chambre intraviscérale. S'il en était ainsi, la cavité supérieure des bras pourrait être considérée comme un simple diverticulum de cette cavité, et le mésentère

horizontal primitif qui a déterminé, en somme, le partage des bras en deux cavités longitudinales, ne jouerait plus aucun rôle dans la détermination des rapports des parties des bras avec celles du calice ; mais en suivant la série des coupes on arrive bientôt à s'assurer que cette modification n'est qu'apparente. Les coupes successives d'une même larve phytocrinoïde, représentées par les figures 40 à 47 de la planche V, montrent en effet que la cavité supérieure des bras ou canal sous-tentaculaire s'ouvre au-dessous de la chambre ambulacraire, dans l'espace compris entre l'intestin et l'estomac, espace correspondant à la chambre périœsophagienne primitive ; que la cavité inférieure (canal cœliaque, canal dorsal), beaucoup plus étroite, s'ouvre au contraire dans l'espace compris entre les parois du corps et l'intestin, espace correspondant à la cavité péritonéale inférieure. La cloison entre ces deux cavités (*fig.* 51 à 54, *mc*) vient s'insérer sur l'intestin, et n'est bien réellement ainsi que le prolongement du mésentère primitivement horizontal, entre les deux feuillets duquel l'intestin s'est insinué. Cette cloison, en arrivant dans le calice, forme un épaississement triangulaire qui s'étend entre la paroi du corps et celle de l'intestin en demeurant à égale distance de l'une et de l'autre. Mais la cloison n'est elle-même que le résultat de l'adossement de deux tubes correspondant respectivement aux deux cavités péritonéales du calice. Le feuillet supérieur de la cloison radiale continue donc à tapisser toute la cavité sous-ambulacraire, se prolonge autour de l'inflexion produite à l'origine de chaque canal ambulacraire radial par le renflement *mt* (*fig.* 51), issu de la paroi du corps de la larve cystidéenne, renflementqui demeure persistant ; enfin il se relie au plancher de la chambre sous-ambulacraire, déterminant ainsi bien nettement les rapports des parties.

Cependant des trabécules nouveaux se multiplient, unissant sur tout son parcours la paroi du tube digestif à la paroi du corps (*pl.* III, *fig.* 26 et 27 ; *pl.* V, *fig.* 48 à 51, *ms*). Les uns s'étendent en ligne droite de l'intestin à la paroi du corps ; ils sont ordinairement formés d'un grêle faisceau de cellules fusiformes à noyau bien distinct, étroitement accolées les unes aux autres et sans fibres brillantes (*pl.* VII, *fig.* 66, *ms*).

D'autres plus compliquées contiennent une fibre de soutien ou un faisceau de ces fibres. La plupart ont la forme d'une H dont les deux branches verticales seraient déjetées en dehors à partir du trait horizontal; quelques-unes, enfin, ont la forme d'anses suspendues par leurs deux extrémités à la membrane péritonéale du sac. Ces trabécules, d'abord rares, sont le point de départ de la formation du sac viscéral qui séparera la cavité interviscérale de la cavité extraviscérale. Les branches horizontales des trabécules en forme d'H, la pointe des cloisons horizontales des bras, constituent les premières indications de ce sac. Ces trabécules doivent se former très vite, car s'il est facile de voir comment ils s'accroissent à l'aide d'éléments venant de la couche péritonéale et du mésoderme, on ne peut qu'à grand peine réunir quelques indices permettant de se rendre compte comment ils peuvent ainsi s'étendre au début entre deux parois distantes l'une de l'autre. La grande simplicité de quelques-uns d'entre eux autorise à penser qu'ils ne sont d'abord formés que d'un seul élément, et il paraîtrait naturel d'admettre que cet élément est une cellule fusiforme qui, partant d'une membrane péritonéale, s'allongerait perpendiculairement à cette membrane de manière à avoir une extrémité libre qui viendrait s'accoler à la paroi opposée. A l'intérieur des tissus déjà existants les cellules bipolaires s'allongent ainsi par leurs deux bouts, qui ne contractent que plus ou moins tardivement leurs unions définitives (*pl.* IX, *fig.* 83, ψ), mais il ne m'est jamais arrivé de rencontrer de cellules ayant un prolongement libre flottant dans la cavité du corps, et je crois, en conséquence, que cette hypothèse doit être rejetée. On ne peut supposer davantage que des bourgeons se formant sur les parois internes proéminent dans la cavité du corps, et s'allongent peu à peu d'une paroi à la paroi opposée, car on devrait alors rencontrer fréquemment de tels bourgeons à tous les états de développement et ayant une extrémité libre. Or, je n'en ai rencontré qu'au contact de membranes déjà existantes là où se forment les vaisseaux. Les trabécules en forme d'anse constituent un argument favorable à l'idée que des cellules bipolaires pourraient s'allonger en éloignant graduellement leur partie moyenne uucléée de la membrane sur laquelle elles ont pris naissance. Ces cellules

constitueraient une sorte de pont sur lequel glisseraient celles qui doivent venir compléter le trabécule; mais la formation de ces anses n'explique pas facilement les trabécules rectilignes, ni ceux en forme d'H. Il n'y a plus guère alors qu'une autre explication qui a pour elle un certain nombre de faits et qui rend compte de la rapide formation des trabécules et de l'irrégularité de leur forme et de leur disposition. Nous avons dit que sur un grand nombre de points les cellules du revêtement péritonéal de l'intestin étaient en voie d'active prolifération, si bien qu'elles se disposent parfois en plusieurs couches, notamment autour de l'œsophage. Dans ces régions on voit très distinctement quelques cellules superficielles en train de se détacher de la surface de la membrane, et l'on en trouve dans la cavité générale d'autres identiques d'aspect et de dimensions à celles qui sont engagées dans la membrane; mais chacune de ces cellules est le point de départ d'un fin réseau protoplasmique qui s'anastomose avec le réseau issu des cellules voisines. Ces cellules délicates, qui passent facilement inaperçues au milieu des coagulums divers épars dans la cavité générale, n'en sont pas moins bien caractérisées, et le réseau dont elles sont le point de départ a une netteté de contours et une finesse qui contrastent avec le « flou » des coagulums accidentels. Ce sont, sans conteste, des éléments amiboïdes qui forment, dans les points relativement protégés, une trame d'une excessive finesse, éléments analogues à ceux qui flottent en si grande abondance dans la cavité du corps des Oursins. Chez les Oursins, où la cavité du corps est considérable et contient une énorme quantité d'eau, il est tout naturel qu'un grand nombre de ces éléments demeurent flottants dans le liquide cavitaire; chez les Comatules, au contraire, où la cavité générale est relativement réduite, il n'y a pas lieu de s'étonner qu'ils s'unissent par leurs prolongements protoplasmiques, s'agglomèrent une fois unis, et forment ainsi la première trame sur laquelle vont pouvoir maintenant glisser et s'étendre les cellules mésodermiques et péritonéales qui achèveront de constituer les trabécules. Une seule de ces cellules suffit, en allongeant ses « pseudopodes », pour unir presque instantanément les parois opposées de la cavité générale. D'autres

peuvent se joindre à elle non moins rapidement ; de ce moment, un pont est jeté sur lequel pourront venir se greffer les autres éléments. Il est à remarquer que les plus abondants trabécules apparaissent le long des bandes mésodermiques radiales. Fréquemment, au point où un trabécule vient s'insérer sur la paroi intestinale, se trouve un corps sphérique. Ces corps sont ordinairement de petite dimension et souvent réduits à deux des éléments caractéristiques de cette singulière production.

La multiplication des trabécules entre la paroi du corps et la paroi intestinale est relativement lente. Dans un jeune Comatule dont les bras portent 5 pinnules (*fig.* 61 et 62), ils sont encore isolés les uns des autres, et les seules membranes bien développées sont celles qui limitent la chambre sous-ambulacraire et celles qui dépendent du mésentère primitif. Mais des trabécules de plus en plus nombreux unissent la première de ces membranes avec le plancher buccal, et entre ces trabécules circulent déjà des canaux ; en même temps le plancher de la chambre sous-ambulacraire et le mésentère primitif se rapprochent de manière à constituer la cloison qui sépare la cavité dorsale des bras de leur cavité ventrale.

A partir de cette phase, le nombre des trabécules qui unissent l'intestin à la paroi du corps augmente rapidement ; les trabécules en forme d'H deviennent de plus en plus nombreux, et leurs branches horizontales finissent par constituer entre le tube digestif et la paroi du corps une sorte de double cloison largement fenestrée constituant ce qu'on a appelé le *sac viscéral.* Les mailles du tissu conjonctif constituant ce réseau peuvent se resserrer plus ou moins, mais le sac n'arrive probablement jamais à constituer une membrane complètement close, empêchant toute communication entre la cavité périviscérale et la cavité interviscérale. Outre qu'il se forme tardivement, il a, en quelque sorte, comme on voit, une origine adventive, et ne se rattache nullement au cloisonnement primitif de la larve cystidéenne. Les trois cavités distinguées par Ludwig n'ont elles-mêmes qu'un rapport lointain avec les deux cavités primitives de cette larve, cavités dont l'expression la plus nette se trouve désormais dans les bras.

Les canaux d'irrigation, dont le développement est jusqu'ici relative-

ment localisé, forment maintenant, dans la cavité générale, un réseau qui commence à se compliquer. Des trabécules se développent autour de ces canaux et leur forment une sorte de gaine lâche qui se ramifie comme eux et les accompagne partout. Ces gaines de canaux, unies elles-mêmes par des trabécules et des membranes, sont très faciles à confondre avec les vaisseaux proprement dits, et rendent leur étude détaillée extrêmement difficile. En suivant pas à pas le développement du système des canaux, on arrive cependant à les démêler et à se rendre un compte exact de leur disposition. La connaissance que nous avons acquise de la disposition des membranes et des trabécules de la cavité générale va d'ailleurs maintenant nous faciliter cette tâche.

Développement de l'appareil d'irrigation. — Une des parties les plus importantes de l'appareil d'irrigation est celle qui se développe sur le tube digestif. Elle s'ébauche dès la phase cystidéenne : elle est représentée simplement, à cette époque, par un tube courant tout le long de la ligne d'attache au tube digestif de la double cloison mésentérique séparant les deux parties de la cavité générale. Il semble que ce ne soit d'abord qu'une sorte d'écartement des deux feuillets de la mésentère (*pl.* III, *fig.* 21 et 22, *i*).

Cet écartement se dispose rapidement de manière à présenter sur les coupes l'aspect d'un cercle fermé indiquant l'existence d'un véritable canal, auquel on peut donner, en raison de sa disposition en couronne, le nom de *canal coronaire supérieur*. Ce canal est naturellement relié aux parois du corps, sur tout son parcours, par des trabécules provenant de la dissociation de la cloison mésentérique primitive (1). L'intestin ayant pris peu à peu une forme légèrement comprimée, d'autres trabécules issus de la dissociation du mésentère primitif unissent son bord inférieur aux parois du sac stomacal; des trabécules de nouvelle formation, issus de la ligne d'attache du mésentère, se rendent de même à la paroi du corps. Le long

(1) Planche V; toutes les figures, *i* ; planche X, figure 90, *i*.

de la ligne d'attache de ces trabécules apparaissent par places des écartements de la membrane péritonéale, semblables à ceux qui ont donné naissance au canal coronaire supérieur; ils sont la première indication d'un *canal coronaire inférieur* (*pl.* X, *fig.* 89, *i*). Ces canaux correspondent aux deux canaux qui, chez les Oursins, longent l'un le bord externe, l'autre le bord interne de la première moitié de l'intestin. On peut déjà les suivre, à la fin de la phase cystidéenne, jusqu'à l'extrémité de l'intestin. Sur le paroi du canal inférieur viennent s'insérer quelques-uns des trabécules qui entourent le stolon génital et lui forment une sorte d'enveloppe incomplète du côté opposé à la courbure intestinale.

Au moment où les rayons commencent à se bifurquer de manière à produire les bras, les deux canaux coronaires supérieur et inférieur continuent à se développer, et les éléments de leurs parois sont assez hautement différenciés. Sur celles du canal corononaire inférieur, bien séparé par places de la paroi intestinale, on observe notamment, outre de nombreuses cellules étoilées, des fibres longitudinales pâles et de fines fibres transversales. De plus, les parois de ce canal émettent au voisinage du stolon génital plusieurs cordons à fibres longitudinales (1) qui, après s'être anastomosés viennent s'insérer sur la paroi du corps, dans la région occupée par le rudiment de l'organe cloisonné, entournant ainsi la partie inférieure de l'enveloppe fibreuse du stolon génital. Entre ces cordons et la paroi du vaisseau, il n'existe au point de vue histologique aucune démarcation, et l'on peut déjà induire de cette identité de structure qu'ils sont, eux aussi, destinés à se transformer en canaux. Un peu avant d'arriver à l'anus, les deux canaux coronaires se réunissent au moins par une anastomose verticale qui émet latéralement une branche communiquant avec un canal périœsophagien dont nous aurons à suivre tout à l'heure le mode de formation. Ce canal (*pl.* VI, *fig.* 56, *ib*) se termine, de son côté, au-dessous du tube hydrophore, par un bourgeon cellulaire *xi*, très apparent, presque adhérent à la paroi du corps. A ce moment, il existe

(1) Planche X, figure 89, *i*.

donc déjà un système de canaux d'origine différente, formés simultanément en des régions du corps sans rapport entre elles, mais qui se sont mis cependant en continuité presque complète. Ce sont les deux canaux coronaires communiquant entre eux et qui représentent le système intestinal de canalisation. Ce système s'est mis en rapport incomplet par en bas avec les rudiments des canaux annulaires qui occupent le fond du calice et d'où partiront plus tard les canaux cœliaques et ceux qui constituent le système des canaux genitaux; latéralement et par en haut, il communique avec un vaisseau périœsophagien qui est la première indication du plexus labial. Ce plexus est déjà ébauché par le fait que d'autres cordons fibro-cellulaires prêts à se transformer en canaux existent déjà au contact du premier conduit. Ce système de canaux est jusqu'à présent tout à fait sans communication avec le système des canaux ambulacraires et avec l'extérieur.

Ce n'est pas tout : le long des bandes mésodermiques radiales, la membrane péritonéale se différencie à son tour et se transforme en un épithélium vibratile, formé de cellules très régulières, égales dans toutes leurs dimensions, qui se disposent, le long de ces bandes, en une gouttière continue, se prolongant dans les bourgeons radiaux où elle est à demi fermée en dessus par les trabécules qui représentent la cloison entre la cavité dorsale et la cavité ventrale des bras. Cet épithélium se prolonge dans le calice jusqu'au voisinage de l'organe cloisonné. Il indique la future transformation de la cavité dorsale des bras en un véritable canal d'irrigation qui complétera le vaste appareil dont toutes les divisions essentielles sont déjà présentes, et dont la communication avec l'extérieur ne tardera pas à s'établir. Nous avons à rechercher maintenant comment naissent et se développent ces diverses parties, à savoir :

1° Le plexus labial;
2° Les vaisseaux génitaux;
3° Les vaisseaux cœliaques;
4° Le cercle vasculaire du fond du calice.

1° *Plexus labial.* — A la fin de la période cystidéenne, il n'existe autour de l'œsophage aucune trace de rudiment de canal. En dehors de l'ébauche du canal coronaire supérieur, les seules parties sur lesquelles l'attention doive se porter sont (*pl.* III, *fig.* 19 à 25) : 1° le trabécule épais situé au-dessous du premier tube hydrophore *h*, et supportant la membrane verticale qui soutient ce tube ; 2° un petit bourgeon cellulaire *x* (*fig.* 23), situé au-dessous de ce trabécule, issu de la membrane péritéonale, et qui mérite, malgré ses faibles dimensions, de fixer l'attention, car nous le retrouverons toujours à cette place, mais diversement développé, jusqu'à ce que la communication de l'appareil d'irrigation avec l'extérieur soit définitivement établi.

Lorsque les rayons ont apparu et ont commencé à se bifurquer, la membrane verticale qui unit le tube hydrophore au trabécule épaissi est devenue l'expansion tégumentaire dans laquelle le tube demeure enfermé, et qui contiendra elle-même le premier sac pariétal. Au bourgeon aboutissent l'un des vaisseaux qui entourent l'œsophage, et l'on peut se demander si ce bourgeon doit être considéré, par rapport aux canaux périœsophagiens, comme un bourgeon initial ou comme un bourgeon terminal.

Lorsque j'ai aperçu pour la première fois un bourgeon cellulaire manifestement en continuité avec un gros vaisseau, je comparai sa position à la position terminale des bourgeons dans le développement des plantes ou de leurs ramifications, position qui est aussi celle des bourgeons chez les animaux segmentés dont les parties de nouvelle formation sont généralement situées près de l'extrémité postérieure du corps, celle qui s'allonge ; je fus naturellement amené à penser que cet amas cellulaire devait terminer un vaisseau en voie de développement. Mais une discussion approfondie des faits que j'ai eus sous les yeux est venue singulièrement atténuer cette impression. Premièrement, tant qu'il existe, c'est-à-dire depuis la phase cystidéenne jusqu'à ce que, durant la phase de liberté de la jeune Comatule, les bras présentent environ cinq pinnules, ce bourgeon se trouve toujours à la même place, au-dessous du premier tube hydrophore, fixé à l'expansion tégumentaire qui le contient, au lieu de se

transporter autour de l'œsophage, comme il devrait le faire s'il terminait un vaisseau qui s'allonge autour de cet organe. Secondement, lorsqu'on fait une série de coupes successives dans une larve phytocrinoïde, on retrouve des ébauches de vaisseau, occupant exactement la même position, aussi bien dans les coupes qui précèdent celle qui contient le bourgeon que dans les suivantes (*pl.* V, *fig.* 48 à 55, *xi*). Ces ébauches sont manifestement les unes et les autres en continuité avec le bourgeon, le bourgeon est donc placé sur le trajet des canaux périœsophagiens, mais ne les termine pas. Troisièmement, au contact même du bourgeon, en continuité avec lui, on peut souvent observer un canal bien développé, tandis que plus loin le canal se transforme en un cordon fibro-cellulaire plein et se trouve, par conséquent, encore à l'état rudimentaire (*pl.* VI, *fig.* 56, *xi*, *ib*). Ce n'est donc pas au contact du bourgeon que l'on peut observer les parties les plus jeunes du canal péri-œsophagien, comme cela devrait être si le bourgeon produisait directement le canal en se développant lui-même. Cependant la continuité constante du canal et des bourgeons impose l'idée que l'un de ces deux organes joue un rôle dans la formation de l'autre, et la préexistence du bourgeon indique bien que c'est à lui que revient, au moins en partie, le rôle formateur. Dans ces conditions, le bourgeon restant en place et le canal occupant presque tout le pourtour de l'œsophage, il devient évident que le bourgeon ne peut avoir, par rapport au canal, d'autre rôle formateur que celui de fournir des éléments qui se déplacent le long des parties déjà développées ou en voie de développement du canal pour en achever la constitution. Cela suppose que d'autres éléments produits indépendamment du bourgeon déterminent le trajet suivi par les éléments migrateurs qu'il fournit. Or, ces éléments conducteurs existent. Tout autour de l'œsophage, dans un repli que forme celui-ci au pied même de l'anneau ambulacraire, repli qui entoure immédiatement la bouche et qu'on peut appeler, en conséquence, le *repli labial* ou la *lèvre*, on observe, en effet, de très bonne heure un cordon formé de cellules fusiformes très allongées ou de fibres à noyau parallèles les unes aux autres, mais facilement séparables (*pl.* VII, *fig.* 67 et *fig.* 68, *ix*, *ib*). C'est justement ce cordon dont les fibres se montrent

ensuite mélangées de nombreux éléments cellulaires qui est la première ébauche du canal périœsophagien, première indication lui-même du plexus labial.

Sur une jeune larve phytocrinoïde dont les rayons commencent seulement à se bifurquer, le canal périœsophagien et son ébauche se présentent dans les conditions suivantes : le bourgeon étant pris comme point de départ, l'ébauche du canal périœsophagien se retrouve aussi bien sur la portion du contour de l'œsophage qui regarde l'intestin que sur la portion opposée de ce contour ; elle est manifestement d'autant moins développée que l'on s'éloigne davantage du bourgeon. Du côté opposé à l'intestin, le canal périœsophagien s'élève presque verticalement vers le plancher buccal, puis se recourbe pour ramper sous le plancher buccal ; presque au point même où il atteint ce plancher (*fig.* 68, *ic'*), il émet une branche latérale qui s'anastomose avec le canal coronaire supérieur ; cette branche est presque immédiatement suivie d'un bourgeon cellulaire *c'* suspendu à l'ébauche même du canal. En continuant à suivre cette ébauche, on la voit peu à peu se transformer en un faisceau fibreux entremêlé de cellules qui, lui-même, devient graduellement moins distinct, et qui, chez des individus à plus de développement, devient finalement un canal communiquant de nouveau avec le canal coronaire supérieur ; des trabécules passant au-dessous de l'ébauche du canal, comme s'ils le soutenaient, unissent la partie descendante de la lèvre à la paroi du corps (*fig.* 49, 50, 51). On peut suivre cette ébauche sous le plancher buccal jusqu'au voisinage de la partie supérieure du stolon génital. Sur la coupe représentée figure 44, elle émet une branche *ig'* que l'on perd bientôt entre l'enveloppe fibreuse du stolon génital et l'œsophage, mais qu'il est facile de retrouver sur d'autres préparations ; un peu au delà elle supporte un nouveau bourgeon. L'appareil d'irrigation comprend donc, dès maintenant, trois systèmes de canaux en communication les uns avec les autres :

1° Un système de canaux intestinaux représenté par les deux canaux coronaires et correspondant à la partie principale de ce qu'on nomme habituellement l'appareil vasculaire chez les Oursins et les Holothuries ;

2° Un système de canaux périœsophagien, première indication du plexus labial de la Comatule adulte, représenté simplement par un anneau en communication avec les canaux coronaires, comme l'anneau buccal inférieur des Oursins est en rapport avec les vaisseaux intestinaux;

3° Un système vertical de canaux axiaux, réduit encore à un vaisseau longeant le stolon génital et ne communiquant, pour le moment, qu'avec le canal périœsophagien. Ce canal pourrait être comparé à celui que M. Kœhler décrit le long du corps ovoïde des Oursins.

A ce moment, il y a donc une concordance frappante entre la disposition des premières parties formées de l'appareil vasculaire des Comatules et ce qu'on pourrait appeler le schéma de l'appareil vasculaire des Oursins. Mais le développement de cet appareil chez les Comatules va suivre une direction différente. Seule la partie intestinale de l'appareil d'irrigation se complique chez les Oursins. Autour de l'œsophage, il n'y a qu'un seul anneau vasculaire, en dehors de l'anneau ambulacraire; un seul canal longe le corps ovoïde. Chez la Comatule, les trois systèmes de vaisseaux, périœsophagiens, intestinaux et axiaux, vont se compliquer en même temps.

La figure 56 montre une première modification du système des canaux périœsophagiens: elle consiste, pour ainsi dire, dans un simple développement des parties déjà existantes. Nous avons vu au voisinage du premier tube hydrophore (*fig.* 68), du côté opposé à celui qu'occupe l'intestin, le canal périœsophagien se continuer avec le *bourgeon primitif*, s'anastomoser avec le canal coronaire supérieur et porter un bourgeon dirigé vers le tube digestif. Ce canal est donc en train de se trifurquer; ses trois branches sont maintenant réalisées: celle qui n'était représentée que par un bourgeon s'est portée définitivement vers le tube digestif; la branche d'anastomose avec le vaisseau coronaire a commencé à se diviser au contact du tube digestif; celle qui aboutit au bourgeon se montre avec la plus grande netteté; quant au bourgeon lui-même, il s'est considérablement allongé au-dessous du point où il est en continuité avec la portion du canal périœsophagien située du même côté que l'intestin; il se divise en

plusieurs branches (trois, dans la préparation que nous avons sous les yeux) ; deux de ses branches se dirigent vers le tube digestif, dont elles vont compliquer le réseau ; la troisième se porte vers la paroi du corps et entrera dans la constitution du plexus labial. Ces ramifications du bourgeon primitif sont relativement grêles, en forme de cordons pleins, composés de cellules plus petites que celles qui constituent le bourgeon lui-même, et manifestement en voie d'élongation. Quelques-unes de ces cellules ont déjà l'apparence de fibres. Il est donc au moins probable que le bourgeon est lui-même l'origine des cordons fibreux qui marquent le trajet des vaisseaux périœsophagiens, auxquels viennent s'ajouter des cellules issues du bourgeon lui-même et constituent un ensemble qui finalement se transforme en vaisseaux.

Ce n'est pas sans difficulté qu'on arrive à déterminer nettement les rapports du canal périœsophagien avec les canaux axiaux. Le premier ou même les premiers de ces canaux sont placés au fond de la courbure intestinale, entre la paroi de l'estomac et le mésentère fibreux du stolon génital (*fig.* 69, *ig*, *xi*). Resserrés dans cet étroit espace, ils paraissent souvent continuer le stolon lui-même. Ces vaisseaux ne sont d'abord représentés que par des cordons assez réguliers de cellules légèrement allongées dans le sens de la longueur du cordon, semblables d'aspect à celles du *bourgeon primitif*. Peu à peu ces cellules s'écartent, s'allongent en fibres, et le cordon prend l'aspect habituel des ébauches vasculaires. Ce n'est guère que dans la région de l'œsophage que l'on peut voir ces vaisseaux à découvert ; mais justement, dans cette région, les éléments du stolon génital s'arrondissent, se rapetissent, perdent en partie leur aspect caractéristique et ressemblent assez bien aux éléments précurseurs des vaisseaux ; les prolongements fibreux que ces éléments commencent à acquérir semblent la suite des fibres du mésentère. Tout concourt donc à montrer le cordon vasculaire comme un prolongement du stolon génital; la figure 69 rend compte de cette illusion; mais on remarquera que le stolon génital est coupé net en avant du cordon et ne se prolonge pas avec lui. Vers le plancher buccal, les canaux axiaux se continuent avec le canal périœsophagien, ou se

bifurquent, une de leurs branches se dirigeant à droite, l'autre à gauche, pour embrasser l'œsophage et contribuer ainsi à la formation du plexus labial. Mais chez une larve phytocrinoïde prête à se détacher, il n'existe encore que le canal périœsophagien que nous avons déjà décrit et les rudiments d'un second.

Ce premier système de vaisseaux une fois constitué, apparaît une complication nouvelle.

Les figures 36 et 80 montrent, indiquées par les lettres *xi*, des masses cellulaires volumineuses, diversement repliées sur elles-mêmes et suspendues dans la première figure à l'un des vaisseaux axiaux, dans l'autre à l'un des vaisseaux périœsophagiens. Comme les seules formations dans lesquelles on peut voir des annexes glandulaires des vaisseaux sont placées sur le trajet même des vaisseaux à la façon de boursouflures de leurs parois, il est impossible de voir dans ces masses cellulaires autre chose que des bourgeons destinés à la formation de nouveaux vaisseaux, dont les uns prendront part à la formation du plexus labial, les autres (*pl.* VIII, *fig.* 74, *xi*) à la formation du *plexus axial*, nom par lequel on peut désigner l'ensemble des canaux qui enveloppent le stolon génital. Parmi ces bourgeons, il en est de particulièrement remarquables, ce sont ceux dont la figure 60 présente un exemple. On voit, sur cette figure, un bourgeon situé à l'extrémité d'un vaisseau à demi engagé dans les parois du corps. Il a été dessiné d'après une préparation faite sur une Comatule dont les bras ne portent que deux pinnules, et appartient à une région voisine du premier tube hydrophore.

La figure 65 est relative à la jeune Comatule dont le premier appareil hydrophore est représenté figure 59, et dont les figures 36, 37 et 39 représentent le stolon génital. Elle représente les ampoules de deux entonnoirs vibratiles dont l'un n'a aucun rapport avec les tubes hydrophores et se trouve à l'extrémité d'un vaisseau. Ces entonnoirs vibratiles ont la forme habituelle de ceux qui terminent les vaisseaux; ils sont formés d'une ampoule orientée comme le vaisseau lui-même et dans laquelle vient s'ouvrir un entonnoir dont l'un est normal à la surface du corps, et presque normal à l'ampoule elle-même. En comparant cette figure à la figure 60, il semblera évident

que le bourgeon que cette dernière montre engagé dans la paroi du corps n'est autre chose que l'ampoule terminale d'un vaisseau, l'ampoule d'un entonnoir vibratile en voie de formation. Je n'oserais pourtant pas émettre cette opinion d'une manière définitive; les entonnoirs vibratiles ne sont pas rares, puisque Ludwig évalue à plus de 1,500 ceux que présente une Comatule adulte; cependant si j'ai pu suivre la formation des appareils hydrophores, il s'est trouvé, par un singulier hasard, qu'aucune de mes préparations ne m'a montré avec certitude comment se forme l'orifice extérieur des entonnoirs vibratiles. Il est impossible cependant que, dans certaines conditions, on n'arrive pas à en rencontrer un grand nombre en voie de formation. Les entonnoirs se forment, du reste, rapidement, car une jeune Comatule n'ayant pas plus de 27 pinnules en présente déjà un grand nombre. C'est probablement chez de jeunes individus portant à chaque bras une quinzaine de pinnules qu'il sera plus facile de suivre le développement de leurs orifices.

Chez des individus ne portant que 5 ou 6 pinnules, on observe sur les téguments de nombreux groupes de cellules, régulièrement disposés en cercle, les uns constitués par un seul plan de cellules, les autres plus épais, ou ayant même l'aspect d'un entonnoir rudimentaire. Faut-il voir dans ces productions l'ébauche de la partie de l'entonnoir normale à la surface du corps? Cela n'est pas inadmissible, mais je n'ai jamais réussi à trouver d'intermédiaire entre ces cercles de cellules assez fugaces et des orifices des entonnoirs vibratiles bien développés, suivis de leur canal pariétal.

Revenons maintenant au premier appareil hydrophore et voyons comment il se met en rapport avec le système des canaux déjà développés dans le calice. L'instrument par lequel cette communication s'établit n'est autre chose que le bourgeon primitif *xi* (*pl.* VI, *fig.* 56 et 58), dont nous connaissons déjà les rapports avec le canal périœsophagien. La communication est déjà complète, nous l'avons vu chez une jeune Comatule ne possédant que 5 pinnules à chaque bras.

Chez un jeune animal de cet âge, le canal coronaire inférieur (*fig.* 59, *ib*) est demeuré simple dans la plus grande partie de son étendue; mais dans

la région correspondante à la portion de l'intestin qui se rattache à l'estomac, on voit déjà, entre le tube digestif et le plancher buccal, un plexus composé de trois branches principales anastomosées entre elles, qui émergent obliquement de la paroi intestinale, courent très obliquement l'une vers l'autre et se réunissent au voisinage de l'estomac (*fig.* 62, au-dessous de sh_1); des membranes fibro-cellulaires passent entre ces canaux et vont s'unir aux parois du corps; en outre, tout à fait contre le plancher buccal, se voit le canal périœsophagien principal, plus fortement coloré que les autres. Au plexus naissant se rattache le canal axial *ig* (*fig.* 68) qui descend le long du stolon génital, entre ce stolon et l'œsophage, et émet une branche horizontale au niveau de la région où l'œsophage s'unit à l'estomac. Cette branche passe de l'autre côté de l'œsophage et se jette dans un canal vertical *iv* situé entre l'œsophage et le rectum. Ce canal, à son tour, aboutit à la poche désormais très agrandie du premier appareil hydrophore, poche dans laquelle débouche enfin le canal périœsophagien principal. Toute trace du bourgeon primitif a maintenant disparu; à la place de ce bourgeon se trouvent le fond de la poche ainsi que les canaux qui viennent y aboutir, et dont l'ébauche se trouvait déjà dans les stades précédents. Du côté du stolon génital opposé à l'œsophage se trouve un second canal vertical *ig'*, mais celui-ci remonte jusque sous le plancher buccal et s'ouvre à l'extérieur après s'être bifurqué par l'intermédiaire des deux entonnoirs vibratiles représentés dans la figure 65. Vers le bas, les deux canaux collatéraux du stolon génital s'unissent aux prolongements des vaisseaux coronaires *i'* (*fig.* 62) sur les diverticules du tube digestif. Le système des canaux intestinaux demeure donc le système le plus important : il n'est plus clos et communique tout à la fois avec l'extérieur et avec le système des canaux ambulacraires par l'intermédiaire du premier appareil hydrophore et des deux entonnoirs vibratiles dont l'un est indépendant des tubes hydrophores.

Au fond du calice, dans la région immédiatement superposée à l'organe cloisonné et dans l'organe cloisonné lui-même, d'autres transformations vont amener une modification nouvelle de l'appareil d'irrigation et com-

pléter cet appareil. Les cinq chambres de l'organe cloisonné sont d'abord complètement closes et creusées dans l'épaississement terminal d'autant de cordons axiaux pleins par en haut; elles ne sont pas seulement séparées de la cavité du calice par leur paroi propre, mais aussi par une lame du feuillet pariétal du sac péritonéal inférieur.

Cette lame s'étend jusqu'au stolon génital, au point où il pénètre dans le pédoncule, ferme ainsi l'espace central circonscrit par les cinq chambres de l'organe cloisonné et se rabat sur le stolon pour aller se raccorder avec le feuillet viscéral auquel elle fait suite.

Ce dernier est doublé à son tour par le diverticulum du sac péritonéal supérieur, qui fournit à la fois au stolon génital un mésentère et une enveloppe, et qui, en grandissant dans sa portion adhérente au plafond de l'organe cloisonné, refoule autour de lui la lame péritonéale inférieure. Le plafond de l'organe cloisonné, plafond qui sépare la cavité de ses chambres de la cavité du calice, finit donc par être formé par une double membrane cellulaire, dont les parties constituantes sont la paroi propre des chambres et la partie inférieure du diverticulum du sac péritonéal supérieur (*pl.* V, *fig.* 46, *o*). Ce plafond s'épaissit peu à peu par suite de la pénétration entre ses deux feuillets de cellules mésodermiques qui les écartent l'un de l'autre. En même temps, l'angle supérieur et interne des chambres de l'organe cloisonné commence à s'allonger en pointe à la base du stolon génital, tout autour de laquelle les éléments de la membrane péritonéale comme ceux du mésoderme, entrent en prolifération.

Le plafond de l'organe cloisonné prend ainsi une épaisseur plus grande. Du tissu conjonctif réticulé apparaît entre le feuillet péritonéal qui le sépare de la cavité du calice et la paroi propre des chambres; tandis que celles-ci s'allongent le long du stolon génital en cinq canaux étroits, à parois épaisses qui prennent finalement part à la formation du plexus axial. Les chambres de l'organe cloisonné entrent ainsi dans le domaine de l'appareil d'irrigation; mais elles n'y entrent que tardivement et alors que les bras possèdent déjà une dizaine de pinnules.

Le développement considérable de l'organe cloisonné peut être consi-

déré comme le point de départ des modifications les plus importantes que subissent les diverses parties constituantes du fond du calice et notamment les pièces solides. L'organe cloisonné est, en effet, situé immédiatement en dehors de la cavité du calice, dans un espace à peu près exactement compris entre les deux surfaces qui limitent en dehors et en dedans la paroi du corps ; on peut presque dire qu'il est situé dans l'épaisseur des parois du calice, au-dessus du dernier article du pédoncule, embrassé d'ailleurs par le bord inférieur des basales. Au-dessous de lui se développe la pièce centro-dorsale, lui barrant le passage par en bas ; tandis que par en haut les basales, dont la partie extérieure, la partie primitive, se résorbe, sont soulevées et se réduisent à leurs parties nouvellement formées qui viennent se placer au-dessus de l'organe cloisonné, dans ce que nous avons appelé le plafond de cet organe, pour former la *rosette*. L'organe cloisonné se trouve ainsi compris entre la pièce centro-dorsale creusée pour le recevoir et la rosette indirectement issue des basales. C'est entre ces deux parties qu'il continue à grandir. Désormais, les basales ne prennent plus aucune part à la constitution des parois du corps ; ce qui reste d'elles est strictement contenu dans le plafond horizontal de l'organe cloisonné. Ce plafond vient se raccorder aux parois du corps dans la région qu'occupent les premières radiales ; l'extrémité inférieure de celles-ci s'appuie à la fois sur la pièce centro-dorsale et sur la rosette.

Dans les jeunes Comatules libres, mais ne possédant encore qu'un petit nombre de pinnules (2 à 10), la surface supérieure du plafond de l'organe cloisonné, qui prend un aspect crénelé, et la surface interne de la paroi du corps correspondant aux radiales, forment une surface continue sans variation brusque de courbure (*pl.* IV, *fig.* 39) ; mais cet état ne persiste pas. La paroi du corps, dans la région correspondante aux radiales, s'épaissit beaucoup plus vite que le plafond de l'organe cloisonné, et il en résulte d'abord un changement brusque de courbure au point de raccord du plafond, qui demeure presque plan, et de la paroi correspondante aux radiales, qui s'élève au-dessus de lui. Plus tard, la partie supérieure de la base des radiales s'avance même au-dessus du plafond de l'organe cloisonné, lais-

sant entre elle et ce plafond un espace vide qui entoure le stolon génital et forme autour de lui une sorte d'anneau que nous pourrons appeler l'*anneau basilaire*, puisqu'il repose sur le plafond contenant dans son épaisseur le reste des basales. Le contour extérieur et inférieur de cet anneau n'est pas plan. Il présente vers le bas cinq prolongements en cul-de-sac, situés dans une position exactement radiale, qui traversent la capsule nerveuse de l'organe cloisonné, immédiatement au-dessous de l'origine des cinq cordons nerveux radiaux, de sorte que ceux-ci semblent naître de la capsule centrale par une double racine. Ces diverticulums s'étendent jusqu'au contact de la couche fibreuse qui unit la pièce centro-dorsale au premier rang des radiales.

Fermé inférieurement par le plafond de l'organe cloisonné, l'anneau basilaire ne demeure pas complètement ouvert par en haut. Nous avons déjà vu que, surtout dans la région du canal coronaire inférieur et dans la région inférieure du stolon génital, des trabécules s'étendent des viscères à la paroi du corps (*pl.* V, *fig.* 45, et *pl.* X, *fig.* 89). Ces trabécules se montrent déjà au moment où les bras commencent à se bifurquer; ils se multiplient peu à peu, et, au moment où le jeune Comatule se détache, ils forment comme une sorte de trame qui s'étend du pourtour intérieur de la courbure du tube digestif à la périphérie du plafond de l'organe cloisonné, au contact, par conséquent, des radiales. Ces trabécules ainsi fixés en un point qui s'élève peu à peu au-dessus du plafond de l'organe cloisonné sont eux-mêmes emportés dans ce mouvement et constituent une cloison membraneuse, incomplète d'ailleurs, séparant l'anneau basilaire de la cavité du calice proprement dite. De cette cloison partent de nouveaux trabécules qui traversent dans sa hauteur l'anneau basilaire et vont s'insérer notamment au pourtour des orifices de ses diverticulums radiaux. A cette cloison viennent encore se raccorder, du côté opposé, les trabécules qui tendent à constituer le sac périviscéral, ainsi que ceux qui se détachent de la membrane fibreuse servant d'enveloppe au stolon génital. L'anneau basilaire étant ainsi constitué, des branches vasculaires issues du canal coronaire inférieur, et surtout des premiers canaux du plexus axial, ne tardent pas à

pénétrer dans son intérieur, et à s'y ouvrir de manière que la cavité de l'anneau ne semble plus être qu'une dilatation de ces canaux. L'entrée de l'anneau basilaire dans le système des canaux d'irrigation est indiqué par l'apparition sur ses parois d'un épithélium formé de petites cellules cubiques, à gros noyaux, identiques à celles qui forment l'épithélium des vaisseaux. Ces cellules sont probablement ciliées. On n'en voit aucune trace chez des Comatules, dont les bras présentent déjà une dizaine de pinnules, et ces jeunes Comatules montrent, au contraire, des bourgeons vasculaires en voie de pénétration dans l'anneau basilaire. Cet anneau est, au contraire, entièrement tapissé par l'épithélium propre aux canaux d'irrigation chez des Comatules ayant 25 pinnules à un même bras.

L'anneau basilaire contracte vers la même époque d'autres rapports non moins importants. La cavité inférieure des bras, nommée par le docteur William Carpenter la *cavité cœliaque*, a, dès le début de sa formation, l'aspect d'une gouttière tapissée par des cellules épithéliales très caractéristiques et séparée de la cavité supérieure ou sous-tentaculaire par une mince membrane fenestrée. Peu à peu cette cavité grandit; la cavité génitale se constitue entre elle et la cavité sous-tentaculaire; puis l'épithélium de la gouttière envahit toute la cavité en même temps que ces cellules se réduisent de manière à devenir à peu près identiques à celles qui tapissent les vaisseaux. Par places seulement, elles demeurent plus grandes et circonscrivent de petites capsules enfoncées, vibratiles, qui rappellent à la fois, par leur forme et par leurs fonctions, les corbeilles vibratiles des éponges. On peut laisser à ces capsules, bien figurées par Ludwig, le nom de *corbeilles vibratiles*.

Ces corbeilles se montrent déjà chez les larves phytocrinoïdes ; elles sont en nombre variable, irrégulièrement disposées, mais il y en a toujours une au niveau de la troisième radiale ; elles sont très caractéristiques de la cavité cœliaque. La cavité cœliaque est ainsi transformée en un canal presque complet, particulièrement propre à la circulation de l'eau et tapissée d'un puissant épithélium vibratile. Les canaux brachiaux se réunissent deux par deux en arrivant aux radiales, et les cinq canaux radiaux, séparés par

un réseau de trabécules de la cavité générale, entièrement occupée dans cette région par l'appareil digestif, aboutissent à l'anneau basilaire.

L'appareil d'irrigation est dès lors pourvu de toutes ses parties essentielles, le nombre de ces parties augmentera, leur forme se modifiera, mais leur disposition restera fondamentalement la même ; la phase de développement de l'appareil d'irrigation à laquelle nous sommes parvenu réalise une sorte de schéma de cet appareil chez les Comatules adultes, dont on peut résumer comme il suit le mode de formation et les connexions définitives.

L'appareil d'irrigation des Comatules comprend huit parties, qui se forment indépendamment les unes des autres, et qui sont :

1° Le système des canaux ambulacraires ;
2° Le système des canaux intestinaux ;
3° Le plexus labial ;
4° Le plexus axial ;
5° L'anneau basilaire;
6° La cavité cœliaque des bras ;
7° Les chambres de l'organe cloisonné ;
8° La cavité des cirres.

Le système des canaux ambulacraires communique de très bonne heure directement avec l'extérieur, de sorte que l'eau circule dans sa cavité avant même l'ouverture de la bouche. Un seul canal établit d'abord cette communication. Plus tard, les canaux de communication avec l'extérieur se multiplient, ce sont les *tubes hydrophores*, suivis de *canaux pariétaux* qui se terminent chacun par un *entonnoir vibratile*, fournissant accès à l'eau. L'ensemble d'un tube hydrophore, d'un canal pariétal et d'un entonnoir vibratile constitue un *appareil hydrophore*.

Après la formation des cinq premiers appareils hydrophores, le système des canaux ambulacraires se met en communication simultanément avec les vaisseaux déjà formés du plexus labial et avec ceux de l'intestin ; le plexus axial commence à se dessiner. Les vaisseaux de ce plexus communiquent directement avec l'extérieur ; ils entrent en même temps en rapport avec les canaux de l'intestin et ceux du plexus labial, tandis que l'anneau

basilaire se constitue. Finalement, les vaisseaux du plexus labial communiquent, par son intermédiaire, avec cet anneau, tandis que les cavités cœliaques des bras s'allongent jusqu'à lui. Formées de très bonne heure, les cinq chambres de l'organe cloisonné communiquent d'une part avec la cavité des cirres, d'autre part avec le plexus axial.

L'eau qui pénètre dans les entonnoirs vibratiles, attirée par les mouvements des cils de leur épithélium, peut donc s'engager, soit dans le système des canaux ambulacraires, soit dans les canaux du plexus labial ; elle passe de là dans les canaux intestinaux, où elle se charge de matériaux nutritifs, et dans le plexus axial, pour aller ensuite dans l'anneau basilaire et dans les chambres de l'organe cloisonné.

De l'anneau basilaire, elle se rend dans les cavités cœliaques des bras; des chambres de l'organe cloisonné, elle se rend dans les cirres. Ceux-ci sont, au début de leur formation, formés de deux tubes emboîtés l'un dans l'autre, le tube externe communiquant avec les chambres mêmes de l'organe cloisonné, le tube interne avec l'espace central compris entre les chambres. Ce tube interne semble s'oblitérer de bonne heure dans les cirres pour ne plus former qu'une simple cloison partageant en deux étages leur cavité, mais il constitue au contraire dans l'organe cloisonné lui-même une poche très mince, aplatie, qui s'ouvre en s'évasant en entonnoir dans l'espace central. Il est donc certain que l'eau contenue dans les chambres de l'argane cloisonné peut filtrer dans l'espace central compris entre ces chambres, d'où elle passe à l'intérieur de l'enveloppe du stolon génital et de là dans les cavités génitales des bras. L'eau qui s'engage dans les cavités cœliaques peut, à son tour, être expulsée au dehors par un mécanisme que nous expliquerons tout à l'heure ; mais nous devons auparavant achever la description des modifications que subissent les parties de l'appareil de canalisation qui doivent former soit le plexus labial, soit le plexus axial.

La première de ces modifications consiste dans la multiplication des vaisseaux périœsophagiens et dans l'accroissement du premier sac hydrophore. Entre la bouche et l'anus, ce sac ne tarde pas à former une vaste poche mamelonnée parce qu'il est encore en voie de croissance, horizontale, cla-

viforme, dont le fond est tourné en avant et vers la gauche de l'animal. Cette poche occupe presque tout l'espace situé au-dessous de l'interradius anal ; sa cavité est traversée par des replis et des trabécules qui la cloisonnent incomplètement. Son extrémité amincie a des parois relativement épaisses, formées d'éléments en voie de prolifération ; son aspect mamelonné est dû en partie à de nombreux bourgeons vasculaires qui se produisent à leurs dépens. Cette extrémité se prolonge en un canal qui fournit à son tour plusieurs ramifications formant avec lui un faisceau vasculaire qui contourne l'œsophage en se dirigeant vers le rayon droit postérieur et en fournissant plusieurs branches dont les unes continuent à cheminer tout autour de l'œsophage, tandis que les autres, d'abord moins développées, se rendent vers l'intestin ; parmi ces branches de nouvelle formation, le canal périœsophagien primitif se reconnaît facilement, et dans son intérieur, comme dans celui de la poche, s'ouvrent maintenant un certain nombre de tubes hydrophores (*pl.* XV, *s*).

Le vaisseau périœsophagien primitif n'est d'ailleurs pas le seul auquel aboutissent des tubes hydrophores ; plusieurs de ceux qui contribuent à former le plexus labial peuvent en recevoir.

C'est là, pour les tubes hydrophores qui se forment après que le plexus labial a acquis un certain développement, une façon nouvelle de se mettre en communication tout à la fois avec l'extérieur et avec les canaux d'irrigation. Le plexus labial étant situé immédiatement au-dessous et autour de l'anneau ambulacraire d'où partent les bourgeons des tubes hydrophores, ces bourgeons en se développant rencontrent forcément soit les parties en voie de formation, soit les parties déjà formées du plexus, se soudent à elles, puis s'ouvrent dans leur intérieur. Il devient maintenant très difficile de s'assurer si, pour chaque tube hydrophore nouveau se forme un entonnoir vibratile particulier; mais la question perd toute son importance, puisque les entonnoirs vibratiles peuvent désormais se former indépendamment des tubes hydrophores, et ne conservent plus avec ces organes les connexions étroites qu'ils avaient avec eux pendant la phase cystidéenne, la phase phytocrinoïde et le début de la phase libre.

Chez une jeune Comatule *(planche* XV *et suivantes de la 2e partie de ce mémoire)* dont les bras portent déjà 27 pinnules, et que l'on peut considérer comme très rapprochée de l'état adulte au point de vue du développement des organes calicinaux, le premier sac hydrophore a gardé les mêmes connexions, mais il a pris un développement bien plus grand encore. Ses parois parsemées de noyaux nombreux, délicats, sont comme boursouflées. Des trabécules nombreux parcourent sa cavité, dans laquelle s'étendent d'une paroi à une autre de nombreuses cellules fusiformes; le premier tube hydrophore s'ouvre dans cette cavité par l'intermédiaire d'un tube membraneux assez allongé. De la paroi du sac partent de nombreux canaux dont les plus superficiels se dirigent vers la gauche de l'animal, dans le sens, par conséquent, de l'extrémité amincie du sac, qui est lui-même enveloppé dans une chambre spéciale à parois épaisses, évidemment en voie de transformation. Dans l'une de nos coupes, on voit, entre l'anneau ambulacraire et le sac pariétal, s'étendre quatre tubes hydrophores dont deux sont coupés, mais dont deux autres sont continués par un canal de formation récente se dirigeant vers le premier sac pariétal. La coupe suivante montre que c'est bien effectivement dans ce sac que viennent s'ouvrir le plus grand nombre des tubes hydrophores; mais dans la région correspondant à cette coupe, le sac pariétal dépasse considérablement l'interradius anal; il est ensuite remplacé par le canal périœsophagien, lui-même très élargi et très modifié. Ce canal s'étend sur une grande partie du pourtour de l'œsophage, et ses parois, de plus en plus irrégulières, sont découpées en une infinité de lobes diversement orientés; à leur surface, on observe avec la plus grande netteté les orifices par lesquels les tubes hydrophores voisins s'ouvrent dans le sac, ou les extrémités de ces tubes, toujours en continuité avec la surface du sac. Aucun de ces tubes ne se termine librement, tous ceux qu'on aperçoit au voisinage du premier sac pariétal s'ouvrent dans ce sac. Mais il faut bien remarquer que ce sac a pris une importance suffisante pour constituer à lui seul la partie principale du plexus labial; une partie importante du plexus est formée, d'autre part, par les diverticulums tubulaires des parois de la poche qui sont en continuité

avec les tubes hydrophores proprement dits. Dans la coupe suivante, des canaux nombreux remplacent le sac périœsophagien qui leur a manifestement donné naissance; une partie de ces canaux se rendent à l'intestin, tandis que les autres cheminent dans l'espace interviscéral, courent le long des rameaux du stolon génital et s'anastomosent avec le canal coronaire supérieur. Avec ces canaux sont également en continuité ceux qui constituent le plexus axial. Dans la partie supérieure du calice, ces vaisseaux sont encore peu nombreux; ils le deviennent davantage dans la région inférieure, parce que, dans cette région, des anastomoses s'établissent autour du stolon génital entre les vaisseaux volumineux des nombreux diverticules que présente, dans cette région, le tube digestif. Mais il est essentiel de le remarquer, le stolon génital reste plein, tout à fait différent, par sa structure, de tous les organes ou tissus qui l'avoisinent, tout à fait indépendant des prétendus vaisseaux, avec lesquels il n'a rien à faire et que l'on représente d'ordinaire comme en continuité avec lui. Seulement, son enveloppe immédiate s'est renforcée de volumineuses fibres longitudinales, et des fibres analogues existent le long du vaisseau compris entre le stolon génital et l'estomac, vaisseau lié lui-même au stolon par le mésentère fibreux dont nous avons maintes fois parlé. Ce vaisseau vertical qui court le long du stolon génital et qui se forme de si bonne heure pourrait être, à bon droit, *physiologiquement* assimilé au canal du sable des Oursins et des Étoiles de mer.

A mesure que l'on se rapproche de la base du calice, les vaisseaux axiaux et les vaisseaux intestinaux confluent dans les canaux de plus en plus volumineux qui séparent l'intestin des parois du calice, et dont le plus remarquable unit l'un à l'autre les diverticules de l'intestin qui entourent le stolon génital, de manière à fermer complètement l'espace dans lequel il est compris. Finalement tous ces canaux s'ouvrent dans l'anneau superposé à la rosette d'où partent aussi les canaux cœliaques. Une description plus détaillée de ces canaux serait fastidieuse et ne remplacerait pas une étude détaillée des figures qui accompagnent ce Mémoire.

Nous n'avons rien dit, dans ce qui précède, du « vaisseau » qui serait

situé dans l'épaisseur du tégument de la gouttière ambulacraire, vaisseau que Ludwig et Herbert Carpenter appellent le *vaisseau nervien*. A aucune période du développement, nous n'avons trouvé en ce point d'indication d'une ébauche vasculaire. Fréquemment, nous avons observé sur des coupes de Comatules jeunes ou adultes l'apparence que nos deux prédécesseurs considèrent comme un « vaisseau », mais nous demeurons convaincu, avec M. Carl Vogt, qu'il s'agit là de simples écartements accidentels, dus à ce que la bandelette musculaire superposée au canal ambulacraire se décolle par places, et éloigne les tissus situés au-dessous d'elle de ceux qui sont au-dessus. Il n'y a là, en tout cas, qu'un simple interstice et non un organe déterminé, un vaisseau ayant ses parois propres.

Schéma de l'appareil d'irrigation des Comatules. — Opposition de cet appareil et de l'appareil circulatoire des animaux a symétrie bilatérale. — On peut imaginer, en somme, le système des canaux d'irrigation comme un arbre dont le tronc très court serait représenté par l'anneau basilaire. De ce tronc, s'élèvent trois systèmes de branches : le premier système, composé de cinq branches bientôt bifurquées, est constitué par les canaux cœliaques. Le deuxième système comprend les canaux qui se ramifient à la surface de l'appareil digestif; le troisième, les canaux axiaux qui entourent le stolon génital et s'anastomosent déjà dans le fond du calice avec les vaisseaux intestinaux. Ces deux derniers systèmes de vaisseaux contribuent à former le plexus labial, dont la partie principale est une poche semi-annulaire, à parois très lobées, communiquant par une partie des tubes hydrophores avec le système des canaux ambulacraires, et, médiatement, avec l'extérieur, par les entonnoirs vibratiles et les différents canaux avec lesquels ils correspondent.

A ce schéma de l'appareil d'irrigation, il faut ajouter ceux des vaisseaux axiaux qui se continuent avec les cinq poches latérales de l'organe cloisonné et, par elles, avec la cavité des cirres; il faut encore y joindre un système de cavités rayonnantes qui, dans chaque syzygie, fait communiquer les cavités cœliaques avec l'extérieur et répand le liquide nour-

ricier dans la cavité qui contient le système nerveux. Il faut ajouter enfin que, soit en raison de communications directes sur lesquelles nous aurons à revenir, soit en raison de la minceur des parois des canaux d'irrigation proprement dits, l'eau chargée de matières nutritives et d'oxygène qui circule dans ces canaux passe facilement dans la cavité sous-tentaculaire, dans la cavité génitale des bras, dans la cavité qui entoure le stolon génital et dans la chambre axiale de l'organe cloisonné; elle filtre aussi dans la cavité générale du corps, de sorte que les canaux d'irrigation doivent surtout être considérés comme déterminant les directions principales, les directions fixes suivies par les courants nutritifs.

Les canaux ne contiennent pas un liquide différent de celui qui remplit la cavité générale. Ce liquide lui-même n'est que de l'eau abondamment amenée du dehors par les entonnoirs vibratiles, qui se charge, en cheminant à la surface du tube digestif, des matériaux nourriciers élaborés par lui, et qui les répartit ensuite entre les organes. On ne saurait donc comparer l'appareil d'irrigation des Comatules avec l'appareil circulatoire des animaux à symétrie bilatérale. Chez ces derniers, les vaisseaux peuvent, dans certains cas, communiquer librement avec la cavité générale, comme cela arrive d'une manière constante chez les Mollusques et les Arthropodes; mais, sauf dans des cas relativement exceptionnels, cette cavité est close et ne communique en tout cas avec l'extérieur, en dehors des appareils excréteurs, que d'une façon *intermittente*, par un petit nombre d'orifices dont l'ouverture et la fermeture dépendent de la volonté de l'animal. Le liquide de la cavité générale, celui qui circule dans les vaisseaux, sont des liquides spéciaux, propres à l'organisme, plus ou moins complètement soustraits au mélange *direct* avec l'eau ambiante; ils constituent un *milieu intérieur* constant: il existe, en un mot, du *sang* qui, par l'intermédiaire d'un *appareil respiratoire*, extrait l'oxygène dissous dans l'eau ambiante sans se mélanger avec elle, qui extrait aussi du tube digestif, à travers ses parois, les matières alimentaires et distribue dans tout le corps les aliments et l'oxygène. Ce sang est mis en mouvement par la contraction de vaisseaux spéciaux, et le pouvoir contractile se localise ordinairement dans des organes déter-

minés qui sont ce qu'on appelle des *cœurs*. Le type le plus parfait de cet appareil circulatoire, comportant l'existence de cœurs et d'un système de vaisseaux complètement clos, est réalisé chez les Vers annelés et les Vertébrés.

Chez les Comatules — et nous pouvons ajouter chez tous les Échinodermes, dont l'organisation se rattache étroitement à celle des Crinoïdes — l'eau extérieure entre, au contraire, librement et d'une manière constante dans le système des canaux d'irrigation. Elle y est appelée incessamment par les mouvements des cils vibratiles dont les parois internes d'une partie au moins de ces canaux sont munies; une fois dans les canaux, elle continue à y circuler sous l'action des cils vibratiles et se charge de la répartition des matières nutritives et de l'oxygène. Le *milieu extérieur* pénètre donc en quelque sorte directement dans le corps de l'animal, les éléments anatomiques vivent plongés dans ce milieu; *il n'y a pas de milieu intérieur, pas de sang*. Tout appareil respiratoire est inutile, puisque l'eau pénètre librement dans le corps; les cils vibratiles tiennent lieu de cœur ou de tout autre appareil contractile. Nous sommes en présence d'un type d'organisation tout autre que celui dont les Vertébrés nous offrent le plus parfait exemple. Cependant tous les efforts des anatomistes ont tendu, même dans ces dernières années, à retrouver chez les Échinodermes les organes et les appareils qu'on était habitué à rencontrer chez les animaux à symétrie bilatérale; on s'est laissé entraîner inconsciemment par l'hypothèse gratuite qu'un même mode de division du travail physiologique préside à l'organisation de tous les animaux compliqués, sans réfléchir que les animaux fixés ou peu mobiles sont, par rapport au milieu intérieur, dans des conditions tout autres que les animaux essentiellement libres et vagabonds. C'est l'origine de l'inextricable confusion dans laquelle on est tombé relativement à la signification morphologique des organes des Échinodermes; nous espérons que les résultats auxquels nous a conduit l'étude embryogénique que nous poursuivons dans ce travail auront contribué à fixer cette signification, et déterminé les zoologistes à ne plus rechercher chez les Échinodermes un appareil respiratoire, un cœur, un appareil circulatoire, compa-

rables à ceux qu'on observe chez la plupart des animaux à symétrie bilatérale.

Ces animaux, qu'on peut appeler, avec de Blainville, les Artiozoaires, forment dans le règne animal une grande division, un *sous-règne* que l'on peut opposer à l'ensemble des animaux dont les modes de symétrie rappellent ceux qu'on observe chez les végétaux. Les animaux fixés ne diffèrent pas seulement des Artiozoaires par leurs formes arborescentes ou rayonnées; ils présentent un tout autre mode d'organisation; ils se ressemblent par tous les caractères qui les éloignent des premiers, et doivent former non pas un simple embranchement comme le voulait Cuvier, non pas une série d'embranchements disjoints comme l'admettent la plupart des zoologistes modernes, mais un sous-règne qu'on pourrait appeler le *sous-règne des* Phytozoaires, presque équivalent à l'ancien sous-règne des *Psychodiaires* que Bory de Saint-Vincent avait jadis imaginé. Mais ce dernier nom a le grave défaut de faire allusion à une doctrine philosophique des plus contestables, tandis que le nom de Phytozoaires n'est que la constatation d'un rapport morphologique indiscutable entre la forme extérieure du corps et la disposition de ses parties constituantes chez les animaux qui nous occupent et chez les plantes.

Nous reviendrons plus tard sur ces considérations générales auxquelles il ne sera possible de donner tout le poids qu'elles doivent avoir que lorsque nous aurons complètement exposé l'organisation des Comatules adultes. Mais nous devons encore faire quelques remarques particulières sur le mode de développement de l'appareil d'irrigation.

Cet appareil, dont toutes les parties concourent à l'accomplissement d'une fonction unique : l'appel et la répartition dans tout le corps de l'eau chargée de matières nutritives et d'oxygène, cet appareil n'est nullement une unité anatomique. Il porte la trace manifeste d'adaptations nombreuses qui ont mis successivement en rapport les unes avec les autres des parties primitivement séparées, nées successivement et dans des régions très différentes du corps, parties qui peuvent demeurer séparées ou même manquer dans tel ou tel groupe de Crinoïdes, dans tel ou tel groupe

d'Echinodermes. Il est donc nécessaire de préciser ces diverses étapes qui peuvent représenter autant de dispositions organiques permanentes dans tel ou tel groupe de Crinoïdes.

Résumé des stades successifs traversés par l'appareil d'irrigation des Comatules. — 1er stade. — L'appareil d'irrigation des Comatules est d'abord réduit, pendant la phase cystidéenne, à l'anneau ambulacraire pourvu de 25 tentacules et communiquant avec l'extérieur par un tube continu, le *premier tube hydrophore*, situé immédiatement à droite de l'anus. Il présente donc à ce moment les caractères essentiels de l'appareil aquifère qu'on observe chez toutes les larves d'Échinodermes.

Le système des vaisseaux intestinaux se dessine avant la fin de la phase cystidéenne; il est d'abord représenté par les deux vaisseaux coronaires, et tout à fait indépendant du système des canaux ambulacraires.

2e stade. — Durant la phase phytocrinoïde, le système des canaux ambulacraires se met en communication avec l'extérieur par quatre nouveaux appareils hydrophores qui se forment un peu autrement que le premier. Mais ce premier appareil hydrophore se modifie lui-même profondément; il se décompose en un entonnoir vibratile, un sac pariétal et un tube hydrophore, tandis que d'un bourgeon situé sur les parois du corps exactement au-dessous de ce dernier naît un canal périœsophagien qui se met d'abord en communication avec les vaisseaux intestinaux, puis avec un vaisseau axial de formation récente, courant entre le stolon génital et le sac stomacal.

Pendant ce temps, les cinq chambres de l'organe cloisonné se creusent, et la cavité des cirres se constitue à l'aide de deux diverticulums de leurs parois emboîtés l'un dans l'autre. Les cavités des cirres et de l'organe cloisonné sont encore indépendantes du reste de l'appareil d'irrigation.

Après la mise en liberté de la jeune Comatule, le canal périœsophagien entre à son tour en communication avec le sac pariétal du premier appareil hydrophore. L'eau qui entre par le premier entonnoir vibratile peut dès lors passer tout à la fois dans le système des canaux ambulacraires,

dans le système des canaux intestinaux et dans le système des canaux axiaux.

3e stade. — Le premier sac pariétal très développé et une partie du canal périœsophagien se transforment en une vaste cavité à parois irrégulières dans laquelle viennent s'ouvrir, par l'intermédiaire de canaux plus ou moins allongés, une partie des tubes hydrophores de nouvelle formation et aussi nombre de vaisseaux intestinaux ou axiaux. Ainsi se constitue le *plexus labial*. Cependant, par suite d'un bourgeonnement de leurs parois, les vaisseaux se multiplient; plusieurs s'ouvrent au dehors par des entonnoirs vibratiles qui leur sont propres.

Ainsi les tubes hydrophores peuvent se mettre en rapport avec l'extérieur, soit directement, à l'aide d'entonnoirs vibratiles qui leur correspondent exactement, comme cela arrive au moins pour les cinq premiers; soit indirectement, par l'intermédiaire des canaux constituant le plexus labial ou du sac qui le représente.

Il peut se former des entonnoirs vibratiles : 1° à l'extrémité périphérique du premier tube hydrophore; 2° en des points de l'anneau ambulacraire correspondant à ceux où se forment les nouvaux tubes hydrophores, le bourgeon de l'entonnoir vibratile se développant vers l'extérieur à travers les parois du corps, tandis que le bourgeon du tube hydrophore correspondant se développe dans la cavité générale; 3° à l'extrémité périphérique des canaux d'irrigation, indépendamment des tubes hydrophores.

4e stade. — Quand la jeune Comatule a acquis une vingtaine de pinnules, une cavité annulaire se constitue au-dessus de la rosette, entre les premières radiales. C'est l'anneau basilaire dans lequel viennent finalement s'ouvrir les gros troncs intestinaux et les canaux axiaux qui communiquent avec eux, ainsi que le prolongement des cinq cavités cœliaques. Les chambres de l'organe cloisonné se prolongent le long du stolon génital en canaux qui se mettent en communication avec ceux qui constituent le plexus axial. L'appareil d'irrigation est alors complet, et ses parties diverses n'ont plus qu'à se multiplier, à se ramifier, à se compliquer, sans que les dispositions fondamentales soient modifiées.

On remarquera le rôle prépondérant que joue dans ce développement le premier appareil hydrophore. Il se forme d'une manière toute spéciale et qui ne permet pas de douter de son identité morphologique avec le canal larvaire, d'où procède, chez les autres Échinodermes, le canal du sable. C'est d'un bourgeon qui, de très bonne heure, est en intime connexion avec lui que procède le plexus labial par lequel sont mises en rapport toutes les parties de l'appareil d'irrigation situées dans la région supérieure du calice, parties qui communiquent elles-mêmes avec l'anneau basilaire. On doit donc bien, ainsi que nous l'avions déjà fait pressentir, considérer le premier appareil hydrophore comme la partie fondamentale, vraiment typique de l'appareil d'irrigation. Les autres appareils hydrophores ne jouent, par rapport à lui, qu'un rôle relativement secondaire. Ce sont, en quelque sorte, des appareils adventifs qui pourraient ne pas se développer, ne se montrent d'ailleurs que plus ou moins tardivement et n'ont jamais l'importance morphologique de leur aîné. C'est donc celui-ci qu'il faut comparer à l'appareil hydrophore unique de la plupart des Échinodermes libres. La distance entre ces animaux et les Crinoïdes se trouve ainsi singulièrement amoindrie.

Seul, le premier entonnoir vibratile correspond à la plaque madréporique des Étoiles de mer et des Oursins; il est situé comme elle dans l'espace interradial postérieur droit si on laisse les Échinodermes dans leur attitude normale. Le tube hydrophore qui lui correspond est bien l'équivalent du tube hydrophore unique des autres Échinodermes souvent appelé *canal du sable*, et le plexus labial peut être comparé à l'anneau vasculaire oral des autres Échinodermes; le plexus axial, ou tout au moins le premier des canaux qui le constituent, représente le canal qui, chez les Oursins, traverse la glande ovoïde et accompagne le canal du sable avec lequel il communique; il a pour équivalent, chez les Astéries, la poche autrefois désignée comme un *cœur*, qui enveloppe simultanément la glande plastidogène et le canal du sable, et qui communique avec ce dernier. Le stolon génital des Comatules correspond sans doute à la glande ovoïde des Oursins, à la glande plastidogène des Astéries; enfin l'anneau basilaire

peut être comparé à l'anneau dorsal des Astéries. C'est là toute une théorie morphologique que nous aurons plus tard à examiner plus complètement.

Quoi qu'il en soit, abstraction faite de quelques détails dont la valeur reste à déterminer, il est manifeste que l'appareil d'irrigation des Comatules, tel que nous venons de le décrire, avec toutes les connexions que nous avons mises en évidence, présente de nombreux points de ressemblance avec l'ensemble constitué par l'appareil ambulacraire et le prétendu appareil vasculaire des Oursins, appareils qui, d'après les résultats de mes recherches, confirmés et étendus par les belles études de M. Kœhler, sont en continuité l'un avec l'autre.

Herbert Carpenter s'est étonné qu'on n'ait pas aperçu avant moi les communications qui existent entre les diverses parties de l'appareil d'irrigation des Comatules ; il a essayé de se faire une arme contre moi de mon désaccord apparent ou réel avec mes prédécesseurs. La raison de ce désaccord est tout simplement dans le fait que, pour découvrir des rapports aussi compliqués et aussi inattendus, il fallait se livrer à une étude patiente et méthodique de l'organogénie des Comatules, étude qui n'avait été qu'ébauchée jusqu'ici, et dans laquelle je ne suis, pour mon compte, parvenu à dégager le plus grand nombre des inconnues qu'après plus de deux ans de recherches assidues. J'ai dû, graduellement, au cours de mes recherches, modifier mes opinions relatives à l'appareil d'irrigation. Mais si ma façon d'envisager les rapports et la signification des organes énigmatiques que j'avais à étudier s'est transformée à mesure que les faits nouveaux que j'observais m'obligeaient à rejeter les idées courantes dans la science, je n'ai fait en cela que subir la loi commune à tous les travailleurs. Pour ceux qui voudront bien lire impartialement ce travail, je me suis efforcé de bien montrer quelle a été la succession de mes idées ; leur évolution a été, j'espère en avoir donné la preuve, la conséquence d'efforts soutenus pendant plusieurs années pour arriver à élucider un sujet que tout le monde s'accorde à considérer comme l'un des plus difficiles que les anatomistes puissent aborder. C'est la seule réponse que je ferai aux critiques dans lesquelles Herbert Carpenter et son traducteur,

M. Joliet, ont essayé de me mettre en contradiction avec moi-même. Il est certain d'ailleurs que mes idées demeurent encore aujourd'hui en contradiction sur un grand nombre de points importants avec celles de mes prédécesseurs : s'il en était autrement ce travail n'aurait aucun but.

Développement du système nerveux. — On ne saurait douter aujourd'hui qu'on doive considérer comme la partie essentielle du système nerveux des Comatules la capsule qui enveloppe l'organe cloisonné et les cordons qui en partent pour occuper finalement l'axe du squelette calcaire des bras et des pinnules. A ce système est surajouté, suivant la plupart des auteurs, un *système nerveux ambulacraire* situé immédiatement au-dessous de l'épithélium de la gouttière ambulacraire, et que j'appellerai le *cordon nerveux surambulacraire*, parce que, au-dessous du canal ambulacraire, il existe encore une formation qui doit être rattachée, elle aussi, au système nerveux, formation dont nous avons dit un mot en traitant du développement des bras, et à laquelle sa position doit faire assigner le nom de *cordon nerveux sous-ambulacraire*.

En réalité, les deux cordons nerveux qui comprennent entre eux le canal ambulacraire ne sont que des dépendances des cordes nerveuses contenues dans le squelette des bras, et n'apparaissent qu'après elles. C'est donc de ces dernières que nous nous occuperons tout d'abord. Nous devons faire cependant quelques remarques préliminaires.

Durant la phase cystidéenne, l'organe cloisonné et les bras n'existent pas. Il n'y a donc pas de capsule nerveuse entourant le premier, ni de cordes nerveuses dans le squelette des seconds. Ces parties, que nous considérons chez les Comatules libres et même chez les larves phytocrinoïdes quelque peu avancées, comme les centres nerveux principaux de l'animal, manquent donc chez la larve cystidéenne. Cependant cette larve ouvre et ferme son péristome, étend et rétracte ses tentacules ; elle est sensible ; elle se meut. Bien plus, ses vingt-cinq tentacules péribuccaux ne diffèrent en rien, au point de vue de la structure histologique, des tentacules qui bordent la gouttière ambulacraire des bras et des pinnules. Les papilles de ces tentacules

semblent être de délicats organes de tact terminés par trois soies raides, en connexion avec des filaments pâles issus eux-mêmes d'un groupe de cellules bipolaires, entourant la base de chaque papille; elles ont tous les caractères d'un organe du toucher, et les cellules qui entourent, à leur base, leur filament axial, cellules indépendantes de l'épithélium du tentacule, ne peuvent guère être considérées que comme des cellules nerveuses. Avec quels centres ces cellules sont-elles en rapport? Nous n'avons rien trouvé chez les larves cystidéennes que l'on puisse considérer comme des centres nerveux spéciaux. Les filaments qui font suite à ces cellules se continuent avec des cellules bipolaires dont les prolongements se disposent en fibres parallèles entre les deux épithéliums du tentacule, et ces fibres ne peuvent elles-mêmes être continues qu'avec quelques-uns des éléments étoilés qui existent en si grand nombre dans l'épaisseur des parois du calice. Certains de ces éléments voisins de la base des tentacules insinuent, en effet, leurs prolongements entre les deux épithéliums de ces derniers; ils sont plus pâles et plus petits en général que leurs voisins; mais on ne pourrait affirmer d'après ces caractères que ce soient des éléments nerveux. Entre l'épithélium péribuccal et l'anneau musculaire qui entoure immédiatement l'orifice buccal, devrait se trouver, d'après la théorie, un anneau nerveux auquel viendraient aboutir les cinq nerfs surambulacraires correspondants aux cinq rayons déjà représentés par les cinq grands tentacules impairs; nous n'avons aperçu en ce point, entre l'épithélium et la bandelette musculaire, aucune différenciation de tissu semblable à celle qu'on observe dans une position correspondante sur les bras. Nous sommes donc conduit à conclure que le tissu nerveux, chez les larves cystidéennes, n'est représenté que par des cellules étoilées, unies par leurs prolongements protoplasmiques, mais qui ne s'agglomèrent pas en organes définis.

Toutefois, cet état rudimentaire du système nerveux n'est pas de longue durée. Déjà chez la jeune larve à bras très courts, représentée dans les figures 89 et 90, l'épithélium des tentacules péribuccaux se dédouble à leur base, du côté interne, et une couche de cellules se trouve ainsi interposée entre l'épithélium proprement dit et la couche musculaire. Cette

couche de cellules se termine par des éléments plus volumineux, immédiatement superposés à l'anneau musculaire buccal. La position de cette couche cellulaire étant exactement celle du nerf surambulacraire, il est à peu près certain qu'elle représente un état rudimentaire de ce nerf qui serait ainsi, en partie, dérivé de l'épithélium des tentacules ; on n'oubliera pas que cet épithélium a été considéré par Götte comme d'origine entodermique ; mais des éléments d'une autre origine entrent encore dans la constitution du nerf surambulacraire, ainsi que cela sera évident lorsque nous aurons expliqué comment se forment les dernières parties du système nerveux central.

A la fin de la phase cystidéenne, le feuillet externe de l'axe péritonéal du pédoncule s'est bien décomposé en cinq cordons (*fig.* 21) dont chacun est renflé à base du calice et commence à se creuser pour former l'une des chambres de l'organe cloisonné ; mais le tissu mésodermique qui l'entoure ne présente rien de particulier. Au moment où les bras vont commencer à se former, on observe, alternant avec les plaques basales, cinq bandes de cellules mésodermiques, arrondies, se colorant beaucoup plus fortement que les tissus voisins sous l'action de l'éosine. Ces bandes prolongent simplement dans l'épaisseur des parois du corps les cordons de l'axe péritonéal et les rudiments des chambres de l'organe cloisonné qu'ils contiennent. Ils sont situés immédiatement au-dessous de la membrane péritonéale, à l'intérieur, par conséquent, de l'espace circonscrit par les basales, reposant sur le bord de deux basales consécutives, mais libres vers l'intérieur de toute enveloppe calcaire. A supposer qu'elles proviennent de la multiplication de cellules mésodermiques préexistantes, ces traînées de cellules peuvent avoir trois origines : ou bien elles résultent d'une prolifération simultanée des cellules mésodermiques existant déjà le long des cinq bandes radiales, ou bien elles sont formées par cinq bandes de cellules qui ne se seraient pas différenciées en cellules conjonctives le long des lignes de suture des plaques basales, ou bien, enfin, elles ont pris naissance dans le fond du calice, autour de l'organe cloisonné, les cellules les plus jeunes refoulant graduellement les cellules les plus anciennes jusqu'au voisinage de l'anneau

ambulacraire. La première hypothèse paraît peu vraisemblable : on ne voit pas comment des cellules mésodermiques déjà différenciées en cellules de tissu conjonctif pourraient revenir à un état non différencié qui leur permettrait de suivre ensuite une évolution toute différente ; on ne s'explique pas d'autre part pourquoi ce retour en arrière n'affecterait que les cellules avoisinant la suture des basales. La seconde hypothèse est plus satisfaisante, et il est très naturel que les cellules mésodermiques ne se différencient pas, demeurent à l'état jeune, le long des sutures des basales, c'est-à-dire le long de leurs lignes d'accroissement ; mais elle n'explique pourquoi les bandes mésodermiques s'épaississent au voisinage du rudiment de l'organe cloisonné que si on la combine avec la troisième. Si l'on considère maintenant qu'au niveau du rudiment de l'organe cloisonné les éléments anatomiques sont constamment en voie de prolifération, et forment ainsi les nouveaux articles du pédoncule, que les bandes mésodermiques radiales sont exactement sur le prolongement des chambres de l'organe cloisonné, cette troisième hypothèse paraîtra la plus vraisemblable. Elle ne pourrait être cependant définitivement acceptée que si l'on pouvait montrer les bandes mésodermiques s'arrêtant à des niveaux différents à partir du fond du calice, c'est ce qu'il est très difficile d'établir, même avec de très nombreux documents, parce que les coupes les plus soigneusement faites ne peuvent être que par le plus grand des hasards exactement orientées suivant un plan qui contiendrait une bande mésodermique tout entière, et que les coupes obliques ne se raccordent pas tout à fait exactement les unes avec les autres, ce qui devient pour un sujet si délicat un obstacle insurmontable à la certitude. Les cellules mésodermiques non différenciées n'existent pas seulement dans le pédoncule au niveau de l'organe cloisonné. Il s'en forme de nouvelles dans une grande partie de la longueur du pédondule, pendant tout le temps que s'allongent les articles de ces derniers ; celles qui avoisinent immédiatement l'axe péritonéal ne suivent pas le sort commun ; elles se différencient d'une façon toute particulière, quoiqu'il existe de nombreuses transitions entre leur forme spéciale et celle des cellules du tissu réticulé ordinaire.

Elles prennent l'aspect de cellules fusiformes s'amincissant graduellement de leur partie moyenne à leurs extrémités, contenant un noyau clair et un nucléole parfois un peu allongé. Ces éléments sont disposés parallèlement entre eux dans le sens de la longueur du pédoncule, formant ainsi, dans l'axe de ce dernier, le cordon d'apparence fibreuse signalé par tous les auteurs. La forme allongée de ces éléments les distingue au niveau de l'organe cloisonné des éléments entodermiques formant l'épithélium interne des chambres de l'organe sur la paroi externe desquelles ils sont appliqués ; mais à mesure qu'on s'éloigne de l'organe cloisonné, les éléments entodermiques s'allongent eux-mêmes, de façon que la distinction entre les diverses catégories d'éléments devient bientôt moins nette. D'autre part, rien ne sépare le cordon fibreux de la partie purement conjonctive du pédoncule, de sorte que les prolongements protoplasmiques de certains éléments conjonctifs peuvent venir s'intercaler entre les éléments de l'axe fibreux. Ces éléments conjonctifs semblent ainsi s'être détachés de cet axe.

Les bandes mésodermiques radiales (*fig.* 90, *n*) se continuent sans interruption avec l'axe fibreux ; elles sont formées d'éléments analogues, et l'on voit de même, sur leur trajet, de nombreux éléments fusiformes se rejeter vers l'extérieur (*fig.* 81, *em*) et pousser des prolongements qui atteignent le tégument extérieur. Les traînées radiales sont ainsi de bonne heure mises en rapport avec l'extérieur ; on peut voir dans les éléments qui établissent ces rapports des éléments en voie de différenciation nerveuse.

Nous avons dit, en étudiant le mode de formation des bourgeons radiaux, comment les traînées de cellules radiales sont amenées à se replier au sommet des bourgeons et à fournir une couche mésodermique qui demeure appliquée contre la face inférieure du canal radial et forme le nerf sous-ambulacraire.

Ce nerf ne prend pas un grand développement. Au moment où les rayons commencent à se bifurquer, il n'est représenté que par des cellules étoilées, non réunies en cordon, mais dont le caractère s'accuse nettement parce que d'espace en espace on voit partir de la couche qu'elles forment sous le canal ambulacraire des faisceaux de fins filaments qui remontent

vers la gouttière ambulacraire en embrassant le canal. Ces fibres s'étalent un peu en éventail en approchant de la face supérieure de ce dernier; les unes se prolongent de manière à former l'anneau qui embrasse le canal ambulacraire; les autres, dès qu'elles l'ont dépassé, se recourbent aussi bien vers la base que vers le sommet des bras, et contribuent à former la couche fibreuse, considérée par tous les auteurs comme un nerf et qui se trouve située entre la bandelette musculaire supérieure du canal ambulacraire et l'épithélium vibratile de la gouttière. On sait que le nerf surambulacraire n'intervient pas dans la production des mouvements des bras; sans contester formellement que ce fût un véritable nerf, divers auteurs ont été étonnés de ne lui trouver aucune connexion avec les cordons nerveux axiaux. Ces connexions s'établissent en réalité par l'intermédiaire des cellules nerveuses sous-ambulacraires, issues, comme nous l'avons vu, des traînées radiales primitives, destinées à devenir le système nerveux principal. Ces cellules sont mésodermiques; le nerf surambulacraire contient donc tout à la fois des éléments mésodermiques et des éléments issus de l'épithélium des tentacules, sur l'origine duquel Götte et Barrois ne sont pas d'accord. On peut conclure de ces faits que les Échinodermes s'accommodent assez mal de la théorie des feuillets embryonnaires telle qu'elle est habituellement présentée. Il n'y a rien d'étonnant que cette théorie, primitivement issue de l'étude des seuls Vertébrés, étendue, grâce à une série de transformations successives, au Règne animal tout entier, se trouve en défaut pour les Phytozoaires comme toutes les théories qui ont été constituées en prenant pour point de départ les faits observés chez les animaux les plus élevés d'un type déterminé, et qu'on a voulu étendre d'abord à tous les animaux de ce type, puis aux animaux de type différent. Cette méthode, qui a presque exclusivement été employée dans l'édification de la morphologie générale, est l'inverse de la méthode scientifique qui impose l'obligation de remonter sans cesse du simple au composé et de ne comparer que des choses de même nature. Nous aurons occasion de revenir sur cette idée dans la partie générale de ce travail.

Dans les bourgeons des bras ou des pinnules en voie de déve-

loppement, tous les éléments jeunes, autres que ceux qui doivent constituer l'épithélium du canal ambulacraire et de la cavité cœliaque, étant identiques entre eux, on ne distingue pas d'abord les futurs éléments nerveux. Ceux-ci ne tardent cependant pas à se différencier; ils forment d'abord un petit cordon cellulaire dont les éléments se reconnaissent à ce que l'éosine les colore en rouge un peu plus vif que leurs voisins. Ces éléments sont accolés et demeurent serrés les uns contre les autres, tandis que les éléments destinés à devenir des cellules conjonctives s'écartent de plus en plus, laissant entre eux des intervalles toujours plus grands. Il en résulte que le cordon nerveux devient de plus en plus apparent. Ce cordon n'occupe pas, comme il le fera plus tard, l'axe de la partie solide du bourgeon; il est immédiatement appliqué contre l'épithélium qui limite vers le bas la cavité inférieure du bras ou de la pinnule. Sa différenciation relativement précoce, pendant l'apparition du calcaire, sa position excentrique montrent, qu'on ne saurait le considérer comme le résidu non envahi par le calcaire du tissu formateur du bourgeon. Cette opinion que j'avais émise en 1873 (1), et que Ludwig a soutenue, à son tour, en 1879, semble la seule possible quand on examine de jeunes pinnules où l'axe nerveux, très volumineux par rapport à la partie solide, est au centre du cercle calcaire qui représente la coupe de chaque article; mais l'étude des bourgeons ne peut laisser aucun doute sur le mode de formation du cordon axial des bras et des pinnules. Au lieu d'être un résidu, ce cordon se différencie de très bonne heure, indépendamment de l'apparition du calcaire; sa signification n'est donc pas simplement, comme je l'ai cru et comme Ludwig l'a cru après moi, d'après ses recherches personnelles, une signification négative. Loin d'être simplement du tissu conjonctif indifférent, ce cordon se sépare de bonne heure du tissu conjonctif, et c'est là un fait qui vient à l'appui du rôle important que W. Carpenter lui a le premier attribué. Comme les cordons axiaux d'où ils procèdent, les cordons nerveux brachiaux et pinnulaires demeurent d'abord au contact de l'épithélium de la cavité périto-

(1) Archives de Zoologie expérimentale, t. II, p. 40.

néale inférieure. C'est seulement peu à peu que du calcaire se dépose entre eux et cet épithélium, et les transporte dans l'axe des segments calcaires adultes.

Dans les jeunes pinnules, l'axe nerveux émet des ramifications latérales, d'abord cellulaires, comme lui, qui rampent le long de la paroi des cavités brachiales, puis s'en écartent pour se porter vers les rudiments des lobes latéraux de la gouttière ambulacraire.

A mesure que la larve phytocrinoïde avance dans son développement, les éléments fusiformes qui enveloppent l'axe péritonéal du pédoncule s'amincissent et s'allongent de manière à prendre l'aspect de fibres légèrement renflées dans la région médiane où se trouve leur noyau. Ceux qui avoisinent l'organe cloisonné continuent à se multiplier et gardent un contour plus ou moins arrondi; ils forment autour de cet organe une enveloppe dont l'épaisseur augmente graduellement et qui deviendra ce qu'on nomme la capsule nerveuse centrale.

Au moment où les cirres commencent à se former, les éléments de la capsule sont encore très nettement cellulaires et pourvus d'un beau noyau, bien que la plupart d'entre eux aient commencé à produire des prolongements. Les cordons radiaux ont conservé le long des basales leur position superficielle; mais les premières radiales et les pièces suivantes se sont développées; leur partie comprise entre l'épithélium de la cavité cœliaque et le cordon nerveux a acquis l'épaisseur de la partie située en dehors du cordon qui, dès lors, occupe, dans chaque rayon et dans la partie basilaire des bras, sa position définitive au-dessous des muscles, au-dessus des ligaments et dans l'axe des articles calcaires. Ces cordons ont, de plus, commencé à se différencier; leurs éléments internes se sont allongés en fibres encore épaisses, mais moins faciles à colorer par l'éosine, et ils demeurent enveloppés d'une couche de cellules dont l'aptitude à la coloration s'est, au contraire, conservée.

Pendant la période de formation des cirres, par suite de l'accroissement plus rapide des radiales et de la partie orale du disque, les basales prennent une part de moins en moins grande à la constitution des parois

du calice; elles ne dépassent que d'une quantité relativement faible l'organe cloisonné agrandi; en revanche, du tissu conjonctif s'est développé et encroûté de calcaire entre les cordons nerveux et la membrane péritonéale, constituant la rosette qui contribue avec ce qui reste des basales à envelopper complètement d'un cylindre calcaire la base des cordons radiaux dont la position est désormais axiale par rapport à toutes les parties du squelette. La jeune Comatule ne tardera pas maintenant à être mise en liberté. A ce moment, la capsule centrale forme une sorte de cône à parois épaisses, dont le sommet est tourné vers la pièce centro-dorsale (*pl.* IV, *fig.* 39, N); ce cône contient dans sa cavité les chambres *o* de l'organe cloisonné. De son bord supérieur partent les cinq cordons radiaux qui ne présentent pas encore les cinq perforations radiales et les cinq perforations interradiales dans lesquelles pénètrent, chez la Comatule adulte, autant de diverticulum de l'anneau basilaire. La capsule nerveuse est ouverte du côté de la cavité viscérale, de sorte qu'elle entoure seulement la moitié externe ou moitié dorsale de l'organe cloisonné.

Cependant on observe encore au-dessus de l'organe cloisonné une couche d'éléments non différenciés qui semblent se relier à elle; effectivement, peu à peu ces éléments suivent le même mode de différenciation que ceux de la région dorsale, et finalement, chez une jeune Comatule ayant une vingtaine de pinnules à chaque bras, la totalité de l'organe cloisonné se trouve enfermée dans une capsule nerveuse dont la partie supérieure, comprise entre les origines des cordons radiaux, est seulement d'une épaisseur moitié moindre que l'autre.

Au moment où la jeune Comatule vient de se détacher, la capsule dorsale et les cordons radiaux présentent encore de nombreux noyaux d'assez grandes dimensions, irrégulièrement disséminés dans toute leur épaisseur (*fig.* 39). Mais ces noyaux sont maintenant placés au sein d'une substance très finement fibrillaire, relativement abondante, que l'éosine colore en rose pâle, tandis que les noyaux se distinguent par leur coloration rose vif et leur réfringence (*fig.* 122). Il est facile de s'assurer avec un objectif 10 à immersion de Vérick que chaque noyau est placé sur le trajet d'une fibrille

pâle, simple transformation des cellules fusiformes qui sont le premier aspect des éléments nerveux. Ces fibres nucléées ne sont pas les seuls éléments des cordons nerveux axiaux. Dans la jeune Comatule à 2 pinnules à chaque bras dont nous avons précédemment parlé, ces cordons se renflent après leur passage à travers chaque muscle, et ce renflement est produit par l'apparition, tout autour du cordon fibreux, d'une couche de cellules de $0^{Mm},002$ de diamètre, arrondies et nucléées. Chaque cordon semble ainsi formé de ganglions nerveux réunis par des connectifs.

On peut se demander si ces cellules sont bien réellement nerveuses et si elles ne sont pas tout simplement des éléments non différenciés destinés à fournir une gaine aux cordons nerveux proprement dits. L'intime adhérence de ces cellules avec les cordons et leur accumulation en des places déterminées militent déjà contre cette opinion qui nous paraît définitivement infirmée par le fait qu'il existe dans l'axe même de chaque cordon une traînée de ces cellules d'abord peu régulière, mais qui ne tarde pas à former une sorte de cordon médullaire, apparaissant dans les coupes comme une double rangée de cellules carrées. Ce cordon médullaire se retrouve bien développé dans les Comatules adultes (*pl.* XIV, *fig.* 122, $n\sigma$) ; l'identité des éléments qui le composent avec les éléments périphériques nous paraît fixer la nature de ces derniers. Cette couche cellulaire périphérique s'affirme encore pour une autre raison comme couche nerveuse. Vers le milieu de la longueur des faisceaux musculaires interarticulaires, à l'opposé de ces faisceaux, elle fournit toujours, en effet, une colonne cellulaire qui pénètre dans le ligament interarticulaire et dont les éléments émettent des prolongements protoplasmiques extrêmement fins, anastomosés en réseau à mailles longues dont les plus grandes dimensions sont parallèles aux fibres ligamenteuses. Ces filaments anastomosés interrompus par des renflements nucléaires (*pl.* XIV, *fig.* 122, $\mu\sigma$), ne peuvent être interprétés que comme des filaments nerveux.

Pendant la période où le nombre des pinnules brachiales passe 5 de à 15, d'autres éléments également de nature nerveuse se différencient. Jusqu'à présent, les fibres des ligaments se continuent avec les prolonge-

ments protoplasmiques du tissu réticulé ; les extrémités si nettement définies d'abord des fibres musculaires se sont également mises en continuité avec le réseau protoplasmique conjonctif sans qu'on observe aucun élément particulier le long des surfaces de raccord. L'union est si intime que si l'on n'avait pas vu les fibres musculaires naître chacune de la transformation d'une cellule mésodermique particulière, on pourrait croire qu'elles sont une simple modification du réseau protoplasmique décomposé en fibres parallèles et devenu capable d'absorber avidement les réactifs colorants partout où il doit demeurer contractile. Mais maintenant, de chaque côté des masses musculaires et ligamenteuses, des cellules détachées de la couche périphérique du cordon nerveux axial se multiplient, si bien que ces masses ne tardent pas à être comprises entre deux plaques cellulaires. Ces plaques se montrent d'abord en avant et en arrière des masses ligamenteuses situées du côté dorsal des bras, au-dessous de l'axe nerveux ; mais peu à peu elles se montrent aussi aux extrémités des masses musculaires. Leurs éléments frappent immédiatement à cause de la vive coloration que leur donnent l'éosine et le picrocarminate d'ammoniaque. Ils ne sont pas moins remarquables par leurs dimensions, bien plus considérables que celles des éléments ordinaires des Comatules, et par leur constitution complexe (*pl.* XIV, *fig.* 124, $\mu.\sigma$). Chacun d'eux contient, en effet, plusieurs noyaux, et peut être considéré plutôt comme un groupe de cellules, une sorte de ganglion, que comme un élément cellulaire proprement dit. Nous le désignerons, en conséquence, sous le nom d'*éléments ganglionnaires*. Ces éléments ganglionnaires sont tous unis entre eux par des prolongements protoplasmiques ; en outre, ils envoient entre les fibres des ligaments, de délicats filaments protoplasmiques, σ', interrompus de place en place par des noyaux, et qui ne peuvent être interprétés que comme des terminaisons nerveuses motrices. L'abondance de ces terminaisons dans ce qu'on appelle habituellement les ligaments rend fort douteuse, on en conviendra, la détermination physiologique habituellement acceptée pour les faisceaux fibreux qui occupent la moitié dorsale des articles calcaires. Cette détermination est rendue plus douteuse encore par ce que l'on sait des mœurs

des Comatules. Quand ces animaux sont malades ou viennent à mourir, on observe, en effet, que presque toujours leurs bras se ferment et s'enroulent en spirale. Or, cet enroulement ne peut être produit que par la contraction des muscles qui occupent la moitié supérieure ou ventrale des faces articulaires, contraction qui est une marque d'activité. N'est-il pas étonnant que les muscles entrent toujours en action quand l'animal est affaibli ou qu'il est mort? N'y a-t-il pas lieu de penser, après cela, que les prétendus ligaments sont également contractiles et, par conséquent, de nature musculaire? S'ils n'étaient qu'élastiques, les Comatules devraient toujours mourir complètement étalées, le relâchement des muscles leur permettant de prendre leur longueur minimum; or, il n'en est rien, et tous les naturalistes qui ont observé des Comatules savent que leur épanouissement complet est, comme pour les Polypes, un signe de santé.

Le développement des fibres nerveuses sensitives n'est pas moins remarquable et se lie d'une façon étroite aux différenciations qui s'effectuent dans le tissu réticulé. De même que ce tissu entre en connexion intime avec les extrémités des fibres musculaires, qui se sont cependant formées d'une façon indépendante, il entre aussi en connexion avec les cordons nerveux axiaux, de sorte que les cellules qui entourent les cordons semblent pénétrer dans les parties du réseau protoplasmique qui s'insèrent sur le cordon. Le réseau est lui-même en continuité avec la substance fibrillaire du cordon nerveux. En un mot, après avoir paru tout à fait indépendant du tissu réticulé, le cordon nerveux axial des bras se montre sur les coupes comme un centre d'où le réseau qui constitue ce tissu rayonnerait jusqu'à la périphérie. Mais le tissu lui-même a subi d'importantes modifications. Primitivement, les nœuds de ses mailles étaient occupés par des éléments cellulaires isolés. Maintenant ces éléments se sont multipliés dans les nœuds du réseau; ils y sont nombreux et se relient d'un nœud à l'autre par de délicats filaments qui donnent aux trabécules mêmes du réseau un aspect nettement fibrillaire. On comprend dès lors que toute démarcation soit impossible entre les cordons axiaux et ce tissu modifié, à la fois fibrillaire et cellulaire comme eux. Chez des Comatules ayant déjà

25 pinnules à chaque bras, on n'aperçoit donc pas de nerfs nettement distincts; mais peu à peu, aux quatre angles de la coupe des cordons nerveux, on voit s'accuser la continuité entre le tissu réticulé et la substance du cordon nerveux. Dans certaines directions, les fibrilles de ce tissu se rapprochent dans les trabécules, les petites cellules de qui ces fibrilles dépendent se disposent en files; tous ces éléments se différencient, sans quitter les trabécules protoplasmiques dans lesquelles ils sont situés. Ils absorbent plus énergiquement les réactifs colorants et forment dès lors des cordons fibro-cellulaires qui se distinguent nettement au sein des trabécules du tissu réticulé et constituent les nerfs sensitifs (*pl.* XIV, *fig.* 122, $_{v}$, et *fig.* 123 $_{c}$). Ces nerfs se sont différenciés presque simultanément sur toute leur longueur aux dépens d'éléments mésodermiques préexistants; ils doivent, en somme, leur origine à une modification de ce tissu qu'on a considéré, un peu trop vite, ce nous semble, comme tout à fait analogue au tissu conjonctif des animaux supérieurs, et qui nous paraît jouer chez les Échinodermes un rôle beaucoup plus important. Un peu plus tard encore, la séparation entre le tissu réticulé et les cordons nerveux axiaux s'accentuera. Ces cordons seront enfermés dans une gaine conjonctive traversée seulement par les nerfs devenus de plus en plus nets. Nous étudierons cette disposition en détail chez les Comatules adultes.

Notre étude embryogénique et organogénique des Comatules est maintenant terminée; nous avons déterminé, dans la mesure de nos forces, comment apparaissent et se modifient tous les organes, tous les tissus. L'étude de l'organisation et de la structure histologique des Comatules adultes va être singulièrement facilitée puisque cette étude méthodique de l'organogénie qui nous a permis de déterminer la nature de tant d'organes problématiques et de leur assigner une fonction déterminée, nous a révélé en même temps des connexions que l'étude exclusive des animaux adultes n'avait pas permis de soupçonner jusqu'ici. Aussi, avant d'exposer l'organisation définitive de l'*Antedon rosacea* mûre pour la reproduction, devons nous résumer les résultats acquis, résultats dont les

dispositions anatomiques que nous aurons à décrire chez les Comatules adultes seront, du reste, la confirmation. Nous marquerons d'un astérisque dans ce résumé les propositions que nous considérons comme nouvelles pour la science.

L'étude embryogénique que nous venons de terminer soulève de nombreuses questions au sujet des théories générales de l'embryogénie actuellement en vogue, de la nature morphologique des Échinodermes, des rapports des Échinodermes avec les autres embranchements du Règne animal, des rapports des Crinoïdes avec les Oursins, les Étoiles de mer, les Ophiures et les Holothuries, de la nature morphologique des organes de ces animaux, et notamment de leur appareil génital et de leur appareil circulatoire. Nous ne traiterons de toutes ces questions que dans la quatrième partie de ce travail, afin de laisser entièrement la parole aux faits, avant d'en tirer les conséquences qu'ils entraînent.

RESUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE

ORGANOGÉNIE DE L'ANTEDON ROSACEA

1. — Nous n'avons eu occasion d'observer qu'une seule phase du développement antérieur à la fixation. L'embryon avait la forme d'une blastosphère creuse à cellules à peu près semblables. Sur quelques exemplaires on observait un commencement d'invagination.

2. — Dans les premiers temps de la fixation, l'embryon a la forme d'une sorte d'ovoïde légèrement courbe fixé par son petit bout; le sac digestif est complètement clos. Entre la paroi du corps et le sac digestif, on compte d'un pôle à l'autre de l'embryon quatre cavités superposées: 1° *la cavité tentaculaire* ou *vestibule*, à l'intérieur de laquelle se développent les tentacules; 2° l'*anneau ambulacraire* ou *aquifère ;* 3° la *cavité périœsophagienne* ou *sous-ambulacraire ;* 4° la *cavité viscérale inférieure*. Toutes ces cavités sont limitées par une paroi propre, distincte de la paroi du sac digestif et de la paroi du corps.

3. — Götte et Barrois, qui seuls jusqu'ici ont pu étudier les premières phases du développement de l'*Antedon rosacea* ne sont pas d'accord sur l'origine de la membrane commune qui tapisse la cavité vestibulaire et la cavité sous-ambulacraire. Suivant Götte, cette membrane serait entodermique et constituée par le sac péritonéal gauche, qui n'aurait pas d'autre usage. Suivant Barrois, elle aurait pour origine une invagination exoder-

mique. Suivant le même auteur, les deux sacs péritonéaux seraient employés à constituer la paroi de la cavité viscérale inférieure. Nos observations commencent un peu trop tard pour qu'il nous soit possible de prendre parti d'une manière absolue; toutefois, elles nous ont toujours montré la cavité viscérale inférieure simple, ce qui est en désaccord avec les propositions récemment émises par Barrois. Nous considérons cette cavité comme exclusivement limitée par un sac péritonéal unique, comme chez les Astéries, les Ophiures et les Oursins.

★ 4. — Le sac péritonéal inférieur présente un feuillet pariétal et un feuillet viscéral. Suivant Barrois, aucun de ces feuillets ne pénètre dans le pédoncule; seul, le feuillet pariétal y envoie un diverticulum, suivant Götte. Nous avons toujours vu les deux feuillets prendre part à la formation de l'axe péritonéal du pédoncule.

5. — Peu de temps après la fixation, la cavité vestibulaire est complètement close et ne communique ni avec l'extérieur, ni avec le sac digestif. Le sac digestif s'ouvre plus tard dans la cavité vestibulaire par un orifice excentrique qui devient la bouche définitive et dont la formation précède de beaucoup la déhiscence de la cavité vestibulaire.

★ 6. — Bien avant que cette déhiscence ait eu lieu, l'anneau ambulacraire, d'où naissent les 25 premiers tentacules, communique *directement* avec l'extérieur par un canal identique au *canal* du sable ou *canal hydrophore* des autres Échinodermes. La cavité sous-ambulacraire et la cavité viscérale inférieure n'ont aucune communication avec l'extérieur. L'orifice décrit par Ludwig sur la plaque orale située au-dessus et à droite de l'anus conduit non dans la cavité viscérale, mais dans le tube hydrophore.

7. — Les bras apparaissent sous forme de cinq diverticulums en doigt de gant de la paroi du corps placés au niveau de la double cloison qui sépare la cavité sous-ambulacraire de la cavité viscérale inférieure. Ces diverticulums s'appliquent sur les cinq grands tentacules qui constituent leur canal ambulacraire; de sorte que dans chaque bourgeon brachial les

trois cavités ambulacraire, sous-ambulacraire et viscérale inférieure sont représentées.

★ 8. — Dans les bourgeons brachiaux le développement de la cavité inférieure ou cœliaque est toujours en retard sur celui de la cavité sous-ambulacraire et du canal ambulacraire. La cavité génitale, placée entre la cavité sous-ambulacraire et la cavité cœliaque des bras, chez l'animal adulte, ne se montre que bien plus tardivement encore, et comme une cavité adventive.

★ 9. — Le développement des bras est successif; le bras opposé à l'interradius anal paraît longtemps plus avancé que les autres.

10. — Le développement des pinnules est la conséquence d'une bifurcation du bourgeon terminal des bras qui s'accomplit successivement à droite et à gauche, la moitié de la bifurcation extérieure, par rapport à la dernière pinnule formée, grandissant plus rapidement que la moitié intérieure et cessant de se bifurquer.

★ 11. — Le mode primitif de cloisonnement de la cavité générale du corps ne persiste pas pendant toute la vie de l'animal. La cloison à deux feuillets qui séparait la cavité sous-ambulacraire de la cavité viscérale inférieure se résout en brides mésentériques qui unissent sur la plus grande partie de son parcours le tube digestif aux parois du corps. Tout autour de l'œsophage, une nouvelle membrane, présentant de larges trous, circonscrit une cavité infundibuliforme; en face de chaque bras, cette membrane se soude aux débris de la cloison mésentérique primitive, de sorte que les cavités sous-ambulacraires des bras viennent s'ouvrir dans la cavité infundibuliforme périœsophagienne, correspondant sans doute à ce que Ludwig appelle la *cavité axiale*, tandis que les cavités cœliaques s'ouvrent dans la partie de la cavité générale extérieure au tube digestif.

★ 12. — Peu à peu des trabécules de forme irrégulière apparaissent entre le tube digestif et la paroi du corps qu'ils unissent entre eux; les trabécules normaux à la paroi du corps sont le point de départ de trabécules parallèles

à cette surface, qui finissent par former, en se multipliant et en s'unissant entre eux, ce qu'on appelle le *sac viscéral*.

L'apparition du sac viscéral est très tardive; il est encore extrêmement incomplet quand la jeune Comatule devient libre.

★ 13. — De très bonne heure, cinq lignes légèrement enfoncées décomposent le feuillet externe de l'axe péritonéal du pédoncule en cinq cordons cellulaires qui se renflent à la base du calice et se creusent chacun d'une cavité; ces cavités sont les rudiments des cinq poches de l'*organe cloisonné*. Ces poches sont exactement dans la direction des cinq rayons qui produiront les bras en se bifurquant.

★ 14. — Autour de l'axe péritonéal du pédoncule et des rudiments de l'organe cloisonné, les éléments mésodermiques se différencient peu à peu de manière à former l'épaisse capsule qui enveloppe les poches de l'organe cloisonné et qui doit être considérée comme la partie centrale du système nerveux.

15. — Les cirres sont constitués par un prolongement digitiforme de la partie tournée vers l'intérieur de la paroi des poches de l'organe cloisonné; ce prolongement refoule devant lui, en se développant, la partie externe de la paroi de la poche, le tissu nerveux qui l'enveloppe, en même temps qu'il s'enveloppe d'une gaine de tissus identiques à ceux qui forment la paroi du corps. Chaque cirre contient finalement dans son axe un double canal enveloppé par une gaine nerveuse.

16. — Il suit du mode de formation des cirres que les cinq premiers de ces organes sont, au moment de leur émergence, à peu près exactement sur les cinq méridiens brachiaux, et que chez l'animal adulte on peut théoriquement répartir les cirres en cinq touffes dont chacune correspond à l'une des poches de l'organe cloisonné.

★ 17. — Au moment où la jeune Comatule vient de se détacher, l'anneau ambulacraire porte non plus un seul, mais cinq tubes hydrophores,

communiquant tous directement avec l'extérieur par autant d'entonnoirs vibratiles. Plus tard, les tubes hydrophores et les entonnoirs vibratiles se multiplient beaucoup ; mais *les nombres respectifs de ces organes cessent de se correspondre*.

★ 18. — Les canaux décrits par Ludwig et par Herbert Carpenter comme des vaisseaux ne constituent pas à proprement parler un appareil circulatoire : un grand nombre d'entre eux sont en continuité avec des tubes hydrophores, tandis que d'autres s'ouvrent à l'extérieur par les entonnoirs vibratiles. A travers les entonnoirs vibratiles l'eau de mer pénètre donc incessamment non seulement dans les canaux ambulacraires, mais dans les prétendus vaisseaux. Bien que d'origine distincte, les entonnoirs vibratiles, les tubes hydrophores, les canaux ambulacraires et les prétendus vaisseaux constituent tous ensemble un vaste *appareil d'irrigation*.

★ 19. — Il n'y a pas à proprement parler de *sang*, de *milieu intérieur* chez les Comatules. L'eau de mer coulant sans cesse dans l'appareil d'irrigation et arrivant incessamment du dehors suffit à répartir partout l'oxygène et les matières alimentaires élaborées par le tube digestif.

★ 20. — Ce qu'on a appelé le *plexus central*, l'*organe dorsal*, le *cœur*, la *glande plexiforme*, n'est pas un organe simple, mais comprend : 1° le tronc d'où partent les rachis génitaux et que nous désignons sous le nom de *stolon génital ;* 2° un plexus de canaux d'irrigation enveloppant ce stolon et qu'on peut appeler le *plexus génital*. L'organe dorsal n'appartient donc pas exclusivement à ce que l'on a cru être l'appareil circulatoire: l'histoire de son développement est comprise dans l'histoire du développement de l'appareil d'irrigation et dans l'histoire du développement de l'appareil génital.

★ 21. — On peut distinguer dans l'appareil d'irrigation cinq parties importantes, ce sont :

1° le réseau intestinal ;

2° le plexus génital ;

3° le plexus labial ;

4° le cercle basilaire ;

5° les cavités cœliaques des bras.

Le réseau intestinal et le plexus génital se mettent en communication par en haut avec le plexus labial, par en bas avec le cercle basilaire, dans lequel viennent s'ouvrir les cavités cœliaques des bras. Ces cavités, en raison de leur épithélium cilié et de leurs corbeilles vibratiles, jouent un rôle tout particulier dans la circulation de l'eau. L'eau de mer peut passer par des interstices spéciaux des cavités cœliaques dans les autres cavités des bras et de là dans la cavité générale ; elle peut aussi, au niveau des syzygies, passer dans les espaces qui entourent les cordons nerveux et dans le tissu squelettique des bras. Il est même probable qu'elle peut être expulsée au dehors.

★ 22. — Par l'intermédiaire du plexus labial, le système des canaux propres d'irrigation se met en communication :

1° Avec le système des canaux ambulacraires ;

2° Avec l'extérieur.

★ 23. — Le réseau intestinal, le plexus génital et le plexus labial se développent d'une manière indépendante.

La première indication du réseau intestinal est un canal qui apparaît entre les deux lames de la cloison mésentérique primitive, le long de l'intestin.

La première indication du plexus génital est un canal vertical qui s'établit entre les deux lames du mésentère unissant le rudiment du stolon génital au fond de l'anse intestinale.

Le premier rudiment du plexus labial est un bourgeon de la membrane péritonéale situé sur la paroi du corps au-dessous du premier tube hydrophore, et dont les éléments sont plus tard renforcés par des éléments mésodermiques.

★ 24. — Le bourgeon du plexus labial produit d'abord presque

simultanément un cordon fibro-cellulaire périœsophagien destiné à se transformer en canal et ordinairement trois bourgeons pleins, dont deux entrent en rapport avec les canaux du réseau intestinal, tandis que le canal périœsophagien et le canal génital se mettent également en rapport.

★ 25. — Cependant, le premier tube hydrophore subit une modification importante : tandis que sa partie comprise entre l'anneau ambulacraire et la paroi du corps conserve sa structure, sa partie intrapariétale s'amincit et s'allonge en un sac pariétal qui continue à s'ouvrir à l'extérieur par l'entonnoir vibratile. L'ensemble constitué par un *entonnoir vibratile* un *sac pariétal* et un *tube hydrophore* constitue un *appareil hydrophore*.

★ 26. — Le troisième rameau du bourgeon labial se soude au premier appareil hydrophore et se transforme lui-même en une branche anastomotique qui s'ouvre dans le sac ; en conséquence, il met d'un seul coup le canal périœsophagien en communication simultanément avec l'extérieur et avec l'anneau ambulacraire.

Le premier tube hydrophore joue donc chez les Comatules un rôle tout particulier qui permet de l'assimiler, à l'exclusion des autres, au tube hydrophore unique ou *canal du sable* des autres Échinodermes. Au point où nous sommes arrivés, l'ensemble de l'appareil d'irrigation des Comatules rappelle de très près les dispositions essentielles de l'appareil similaire des Oursins.

★ 27. — Désormais toutes les parties de l'appareil d'irrigation des Comatules se multiplient de manière à masquer complètement le type primitif.

a. — Des bourgeons nés sur l'anneau ambulacraire produisent ou bien de nouveaux appareils hydrophores complets, ou bien des tubes hydrophores qui viennent s'ouvrir dans le canal périœsophagien. Ce canal se transforme ainsi en un sac lobé, à cavité cloisonnée, située entre la bouche et l'anus (?*organe spongieux* de Herbert Carpenter), qui forme la

partie principale du plexus labial, et qu'on peut appeler le *sac périœsophagien*.

b. — Les canaux d'irrigation se ramifient; des bourgeons se développent sur leurs parois et arrivent ainsi à former le plexus labial et le plexus génital. Quelques-unes de leurs branches viennent s'ouvrir dans le sac périœsophagien, d'autres traversent les parois du corps et s'ouvrent à l'extérieur par des entonnoirs vibratiles identiques à ceux des appareils hydrophores. Un courant d'eau extrêmement actif traverse alors l'appareil d'irrigation.

★ 28. — Il suit de ce qui précède: 1° que tous les tubes hydrophores de l'animal adulte ne s'ouvrent pas à l'extérieur par des entonnoirs vibratiles; 2° que de simples canaux d'irrigation peuvent être terminés par de tels entonnoirs. On comprend dès lors comment la correspondance que l'on observe d'abord entre le nombre des entonnoirs vibratiles et celui des tubes hydrophores ne se continue pas pendant toute la vie.

★ 29. — Le stolon génital apparaît, dès le début de la phase cystidéenne, sous forme d'un renflement du feuillet viscéral de la poche péritonéale inférieure, qui s'étend, tout le long d'un méridien, de l'axe péritonéal du pédoncule à la cloison mésentérique primitive.

Pendant toute la phase cystidéenne et la phase phytocrinoïde, le stolon génital demeure à l'intérieur du calice, ce qui permet de comprendre quelle pouvait être la disposition de l'appareil génital chez les Crinoïdes à bras rudimentaires ou cystidés.

★ 30. — Le stolon génital est d'abord une colonne cellulaire pleine dont l'extrémité fusiforme inférieure s'enfonce dans l'axe péritonéal du pédoncule. Par la multiplication des cellules, cette colonne s'élargit, une cavité apparaît à son intérieur, puis ces parois se replient et produisent des diverticulums qui s'intriquent de manière à donner au stolon l'aspect d'une glande pelotonnée.

31. — Le sommet supérieur du stolon se divise pour pénétrer dans

les bras et former les cinq rachis génitaux. Ces rachis sont placés au-dessous de la cloison qui sépare la cavité sous-ambulacraire de la cavité cœliaque. Des trabécules d'abord disjoints apparaissent autour d'eux et finissent par constituer la cavité génitale.

★ 32. — Les cordons nerveux qui sont contenus dans l'axe calcaire des bras sont d'abord cinq bandes de cellules fusiformes, mésodermiques, situées dans la paroi du calice, immédiatement au-dessous du feuillet pariétal de la poche péritonéale inférieure. C'est seulement à une période avancée de leur différenciation que du tissu réticulé apparaît entre les bandes et la membrane péritonéale et s'imprègne de calcaire.

★ 33. — Les fibres musculaires résultent de la différenciation de cellules mésodermiques spéciales. D'abord fusiformes, elles se ramifient à leurs extrémités, se fendent longitudinalement et se soudent avec la base hyaline du tissu réticulé, de manière à n'en paraître plus tard qu'une simple différenciation.

34. — Les nœuds des mailles du tissu réticulé sont occupés par des groupes de petits éléments cellulaires reliés entre eux par des filaments protoplasmiques qui courent dans la substance hyaline.

★ 35. — Les nerfs résultent d'une simple différenciation de ces éléments fondamentaux d'origine mésodermique.

★ 36. — Tous les organes essentiels des Comatules sont déjà indiqués pendant la phase cystidéenne. — A la fin de la phase phytocrinoïde, l'organisation interne des larves de Comatule rappelle singulièrement celle des Oursins, et s'élève bien au-dessus de celle des Astéries ; elle se complique ensuite dans une direction qui lui est toute particulière, sans cependant que ses traits fondamentaux disparaissent.

★ 37. — On est ainsi conduit à diviser les Échinodermes actuels en deux groupes : l'un, où l'appareil d'irrigation est rudimentaire, et qui comprend les Étoiles de mer ou Stellérides et les Ophiures ; l'autre, où l'appa-

reil d'irrigation est fort développé, et qui comprend les Crinoïdes, les Oursins et les Holothuries.

38. — L'entrée *incessante* de l'eau, soit dans un appareil spécial d'irrigation en continuité avec les canaux ambulacraires, soit dans la cavité générale du corps, est un trait d'organisation commun à la plupart des Échinodermes et qui rapproche singulièrement la physiologie de ces animaux de celle des Cœlentérés et des Éponges, tandis qu'elle les éloigne beaucoup des animaux à symétrie bilatérale. On pourrait justifier par là la division du Règne animal en trois sous-Règnes: 1° les *Protozoaires*, ou animaux sans organes pluricellulaires; 2° les *Phytozoaires*, dont l'organisation se prête tout particulièrement à la fixation au sol; 3° les *Artiozoaires*, dont le mode d'organisation favorise remarquablement la libre locomotion.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES.

LETTRES MAJUSCULES PAR ORDRE ALPHABÉTIQUE.

A. — Cirres dorsaux.

B, B_1, B_2, B_3, B_4, B_5. — Bras ou paires de bras numérotés dans l'ordre de croissance représenté dans la planche 2, figure 18.

N. — Centre nerveux dorsal.

LETTRES FRANÇAISES ORDINAIRES PAR ORDRE ALPHABÉTIQUE.

1. — *Lettres simples.*

a. — Anus.

b. — Bouche.

c. — Cloison horizontale divisant temporairement la cavité générale en deux étages superposés.

d. — Partie dorsale ou voisine du pédoncule de la cavité générale.

e. — Estomac ou sac stomacal.

g. — Stolon génital ou organe axial.

g_1, g_2. — Premières cavités que l'on aperçoit à son intérieur.

h, h_1, h_2, h_3, h_4, h_5. — Tubes hydrophores numérotés de 1 en 5, en partant du tube de l'aire anale qui apparaît le premier et en tournant dans le même sens que le tube digestif.

i. — Vaisseau coronaire intestinal supérieur.

i'. — Vaisseau coronaire intestinal inférieur.

k. — Papilles des tentacules.

l. — Lobes oraux.

m. — Mésoderme de la paroi du corps.

n. — Grands nerfs brachiaux.

o. — Organe cloisonné et ses chambres.

p. — Pédoncule.

r. — Rectum.

s, s_1, s_2, s_3, s_4, s_5. — Entonnoirs vibratiles numérotés dans le même ordre que les cinq premiers tubes hydrophores correspondants.

t. — Tentacules.
v_1. — Partie de la cavité générale primitive supérieure à la cloison *c*.
v_2. — Cavité temporairement fermée dans laquelle se développent les quinze premiers tentacules et dans laquelle s'ouvre la bouche.
x. — Bourgeons.
z. — Corps sphériques ou zooxanthelles, considérés par quelques auteurs comme des algues parasites.

2. — *Lettres doubles dans l'ordre alphabétique de la première des deux lettres.*

ap. — Axe péritonéal du pédoncule.
cd. — Cavité dorsale des bras.
cg. — Cavité génitale des bras.
ci. — Coupe des orifices faisant communiquer la cavité centrale de l'organe cloisonné avec la cavité centrale des cirres dorsaux.
co. — Cloisons des chambres de l'organe cloisonné.
cst. — Cavité sous-tentaculaire ou cavité ventrale des bras.
ct. — Canal et anneau tentaculaires ou ambulacraires.
di. — Feuillet viscéral du sac péritonéal dorsal.
dp. — Feuillet pariétal du même sac.
em. — Éléments mésodermiques des parois du corps en voie de multiplication et de migration.
go. — Cordon ovarien issu du stolon génital et pénétrant dans l'un des bras.
ib. — Canal périœsophagien, première indication du sac anfractueux et du réseau de canaux qui constituent l'organe spongieux.
ig, *ig'*. — Canaux collatéraux du stolon génital.
il. —
is. — Canaux faisant suite aux entonnoirs vibratiles.
iv. — Canaux divers de la cavité générale.
mc. — Membrane incomplète qui sépare la partie supérieure et la partie centrale de la cavité générale de la cavité périphérique.
mf. — Membrane fibreuse qui enveloppe partiellement le stolon génital.
mi. — Membrane enveloppant les canaux *is* et contribuant avec eux à former une partie de l'organe spongieux.
mg. — Portion de la membrane *mc* qui avoisine le stolon génital.
ms. — Trabécules membraneux allant des parois de la cavité générale à l'intestin.
mt. — Membrane incomplète continuant dans la cavité du corps la cloison de séparation entre la cavité sous-tentaculaire et la cavité dorsale des bras.
mv. — Trabécules préparant la formation du sac viscéral.
œ. — Œsophage.
sh, sh_1, sh_2, sh_3, sh_4, sh_5. — Sacs hydrophores mettant en communication les cinq premiers entonnoirs vibratiles avec les tubes hydrophores correspondants.
ta. — Couche cellulaire interne des jeunes tentacules.
tp. — Couche épithéliale des jeunes tentacules.
vi. — Feuillet viscéral du sac péritonéal supérieur ou ventral.

vp. — Feuillet pariétal du même sac.
xh. — Bourgeon destiné à former un tube hydrophore.
xi. — Bourgeon destiné à former un canal d'irrigation.
xs. — Sac hydrophore en voie de formation.

LETTRES GRECQUES DANS L'ORDRE ALPHABÉTIQUE DES LETTRES FRANÇAISES CORRESPONDANTES.

α. — Faisceau de filaments nerveux traversant le canal tentaculaire.
χ. — Tissu en voie de développement sous l'épithélium du plancher buccal.
δ. — Cellules musculaires à trois prolongements du canal tentaculaire des larves phytocrinoïdes.
ε. — Trabécules fibreux traversant le canal tentaculaire.
η. — Couches de cellules en voie de multiplication et de migration de l'enveloppe péritonéale de l'intestin.
φ. — Épithélium vibratile de la gouttière ambulacraire et de l'anneau buccal.
μ. — Fibres musculaires.
ν. — Épithélium vibratile de la cavité dorsale des bras.
ω. — Éléments du stolon génital.
π. — Cellules conjonctives bipolaires des parois du corps des jeunes larves phytocrinoïdes.
ψ. — Jeunes fibres de la membrane d'enveloppe du stolon génital.
ς. — Cellules bipolaires de l'enveloppe péritonéale de l'intestin.
σ. — Couche interne de la paroi des tentacules.
θ. — Filament tactile à l'intérieur des papilles des tentacules.
ξ. — Couche fibreuse de la paroi supérieure des canaux et de l'anneau ambulacraires.
ξ'. — Couche fibreuse de la paroi des tentacules.
ζ. — Fibres des trabécules membraneux de la cavité générale.

PLANCHE I.

Fig. 1. — Coupe longitudinale à travers un jeune embryon d'*Antedon rosacea*, Linck, fixé depuis peu de temps, montrant la disposition des sacs péritonéaux, du canal ambulacraire, l'origine du stolon génital et celle du cordon axial du pédoncule. (Obj. 3, oc. 1, Vérick.)
Fig. 2. — Coupe suivant immédiatement la précédente dans le même embryon. (Même grossissement.)
Fig. 3. — Coupe longitudinale à travers un embryon plus âgé montrant le mode de développement des quinze premiers tentacules et de leur épithélium dans la cavité préorale encore fermée. (Obj. 3, oc. 1, Vérick.)
Fig. 4. — La coupe suivante, à travers le même embryon, montrant le premier tube hydrophore h_1, encore peu développé et l'origine double de l'axe péritonéal du pédoncule *ap.* (Même grossissement.)

Fig. 5. — La coupe suivante, à travers le même embryon, montrant une des phases du creusement de l'orifice buccal. (Même grossissement.)

Fig. 6. — Coupe longitudinale, à travers un embryon plus âgé que le précédent, montrant les tentacules plus avancés et la division continue de la cavité générale définitive en deux étages superposés *d* et v_1. (Même grossissement.)

Fig. 7. — Portion d'une coupe du même embryon parallèle à la précédente, montrant que la cavité v_1 est bien distincte de la cavité de l'anneau ambulacraire *t* et de la cavité *d;* montrant en outre que chacune de ces trois cavités a ses parois propres et que la cloison *c* est formée par l'adossement de deux feuillets. (Même grossissement.)

Fig. 8. — Coupe longitudinale à travers un embryon un peu plus âgé encore que le précédent. — On voit la continuité du rudiment du stolon génital *g* avec l'axe péritonéal du pédoncule ; en h_1, le premier tube hydrophore né de l'anneau ambulacraire est nettement engagé dans les parois du corps. (Obj. 1, oc. 2, tube tiré, Verick.)

Fig. 9. — Coupe longitudinale à travers un embryon à peu près du même âge que le précédent. La coupe passe à travers la bouche *b*, qui est complètement formée et comprend la totalité du premier tube hydrophore h_1, dont la continuité avec le premier entonnoir vibratile s_1 est évidente, contrairement à l'opinion de Ludwig. (Même grossissement.)

Fig. 10. — Coupe longitudinale à travers un embryon un peu plus jeune. Le premier tube hydrophore *h* est vu de face au lieu d'être vu de champ, et sa continuité avec l'entonnoir vibratile *s* est non moins évidente. (Même grossissement.)

Fig. 11 et 12. — Coupes longitudinales successives à travers un embryon à peu près de même âge que celui de la figure 9, et montrant que l'axe péritonéal du pédoncule ne contient pas seulement un repli du feuillet pariétal du sac péritonéal dorsal, comme le dit Götte, mais aussi un repli de son feuillet viscéral en continuité avec le stolon génital *g*. (Obj. 2, oc. 1, Vérick, tube tiré.)

Fig. 13. — Coupe à travers un autre embryon montrant les mêmes faits et de plus l'invagination de la cloison *c*, le long du stolon génital. (Oc. 3, obj. 1, Vérick, tube baissé.)

Fig. 14. — Figure demi-schématique montrant la superposition des deux feuillets péritonéal et viscéral du sac péritonéal inférieur chez le même embryon.

PLANCHE II.

Fig. 15. — Vue d'ensemble d'une larve cystidéenne d'*Antedon rosacea*, au moment où la bouche est déjà ouverte, mais où les bourgeons des bras ne sont pas encore visibles. La cloison horizontale de la cavité générale *c* et le stolon génital *g* sont nettement apparents. (Oc. 2, obj. 1, tube demi-tiré.)

Fig. 16. — Larve cystidéenne plus âgée, les bourgeons des bras *b* ont fait leur apparition ; le premier tube hydrophore est vu par transparence, et sa continuité avec le sac continuant le premier pavillon vibratile est manifeste comme dans les coupes. (Même grossissement.)

Fig. 17. Larve phytocrinoïde d'*Antedon rosacea* vue de profil, avant l'apparition des cirres. (Obj. 0, oc. 1, Vérick.)

Fig. 18. — La même larve vue de face pour montrer la différence que présentent les cinq paires de bras dans leur croissance. (Même grossissement.)

PLANCHE III.

Fig. 19 à 25. — Coupes successives dans une même larve cystidéenne d'*Antedon rosacea* ayant à peu près l'âge de la larve représentée dans la figure 15.

La bouche est largement ouverte; le stolon génital *g* s'est développé; la cloison *c* commence à se résorber; le premier tube hydrophore *h* continue manifestement à s'ouvrir à l'extérieur.

La coupe représentée dans la figure 24 a été retournée; elle est dessinée en conséquence par la face opposée à celle de la coupe représentée dans les autres figures et notamment dans la figure 25. Le rectum *r* représenté dans ces figures est horizontal et s'ouvre latéralement; il existe déjà des trabécules dans la cavité générale.

Fig. 26, 27, 28 (Pl. IV), 29 (Pl. IV) et 30 (Pl. III). — Série de coupes successives longitudinales dans la larve phytocrinoïde représentée dans les figures 17 et 18 de la planche II. Ces coupes sont parallèles au plan qui contient la bouche, l'anus et le sommet du pédoncule de la larve. (Oc. 2, obj. 1, Vérick, tube baissé.)

La cloison qui divisait en deux étages la cavité générale a disparu dans la plus grande partie de son étendue et n'est plus représentée que par des trabécules isolés; de nombreux trabécules semblables traversent la cavité générale, notamment dans la région comprise dans l'anse intestinale; il n'y a encore aucune indication nette du sac viscéral. Les cirres dorsaux commencent à apparaître comme des dépendances de l'organe cloisonné. Il existe cinq tubes hydrophores (t_1 à t^5); par suite d'une forte rétraction des tissus, ces tubes hydrophores se sont détachés de la paroi du corps et semblent s'ouvrir librement dans la cavité générale; mais en suivant les corps dans l'ordre où elles se montrent, on trouve que chacun d'eux correspond exactement à un sac hydrophore et à un entonnoir vibratile (s^1 à s^5; sh^1 à sh^5).

PLANCHE IV.

Fig. 28, 29 et 30. — Voir l'explication de la planche II.

Fig. 31. — Coupe longitudinale du stolon génital chez une larve phytocrinoïde encore dépourvue de bras. (Obj. 7, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 32. — Coupe longitudinale du stolon génital chez une larve phytocrinoïde à bras encore très courts. (Obj. 3, oc. 1, tube baissé.) Une cavité commence à apparaître dans le stolon génital.

Fig. 33 et 34. — Deux coupes obliques successives dans le stolon génital d'une larve phytonicroïde plus âgée que la précédente. (Obj. 7, oc. 1, tube baissé.)

Le stolon génital a commencé à se bosseler, de sorte que sa cavité, simple dans la coupe représentée dans la figure 33, paraît double dans la figure suivante.

Fig. 35. — Coupe longitudinale du stolon génital dans une très jeune *Antedon rosacea*, libre. (Obj. 2, oc. 1, tube tiré.) La paroi de la cavité présente des replis plus nombreux qui la divisent en plusieurs cavités secondaires et des canaux d'irrigation commencent à courir le long du stolon.

Fig. 36. — Coupe dans le stolon génital d'une *Antedon* un peu plus âgée. (Obj. 2, oc. 1, tube tiré.) Les parois de la cavité se sont compliquées de telle sorte que celle-ci paraît au premier abord constituée par un lacis de canaux; deux des canaux d'irrigation parallèles au stolon génital se voient en *i g* au haut de la figure; l'un d'eux porte un bourgeon latéral.

Fig. 37. — Coupe dans le stolon génital d'une *Antedon* un peu plus âgée que celle de la figure précédente. (Obj. 2, oc. 1, tube tiré.) On voit deux canaux d'irrigation dans le haut de la figure; pas plus que dans la figure précédente, ces canaux ne sont en continuité avec les cavités du stolon génital, comme le croient Ludwig et Herbert Carpenter.

Fig. 38. — Stolon génital et plancher supérieur de l'organe cloisonné d'une jeune *Antedon rosacea*, à un état intermédiaire entre celui représenté figure 35 et ceux que représentent les figures 36 et 37. (Obj. 3, oc. 1, tube tiré.)

Fig. 39. — Coupe verticale de l'organe cloisonné du système nerveux central et de la partie inférieure du stolon génital chez le même individu qui a fourni la coupe précédente.

Le stolon génital se prolonge avec ce qui reste de l'axe péritonéal du pédoncule. Un cirre est en voie de formation; la paroi de la chambre centrale, la paroi de l'une des chambres latérales de l'organe cloisonné, enfin un étui issu de la paroi de la coupe nerveuse, prennent part à sa formation.

PLANCHE V.

Fig. 40 à 55. — Coupes longitudinales successives, un peu obliques par rapport au plan vertical ano-buccal, pratiquées chez une larve pentacrinoïde d'*Antedon rosacea*, au moment où la jeune *Antedon* est sur le point de se détacher.

L'individu sur qui ces coupes ont été faites est plus âgé que celui auquel se rapportent les figures 26 à 30. Cependant la figure 47 montre le tube hydrophore h_2 pénétrant nettement dans les parois du corps où les entonnoirs vibratiles s_2, s_1 sont obliquement disposés de bas en haut en raison de leur mode de formation. Les canaux coronaires supérieur et inférieur de l'intestin existent. Les cloisons entre les cavités sous-tentaculaires et la cavité dorsale de l'intestin se prolongent en une membrane pénétrant en entonnoir à l'intérieur de l'anse circonscrite par le tube digestif (*fig.* 52 à 54). Des trabécules précurseurs du sac viscéral commencent à se former.

PLANCHE VI.

Fig. 56. — Coupe longitudinale à travers une larve phytocrinoïde encore dépourvue de cirres. (Obj. 2, oc. 1, Vérick, tube baissé.)

Le canal d'irrigation péribuccal *ib*, première indication de l'organe spongieux, existe déjà et s'est mis en rapport avec le canal coronaire supérieur *i*. Une de ses branches se termine par un bourgeon *xi* destiné à se mettre en rapport avec le tube hydrophore *h*.

Fig. 57. — Coupe de la même larve suivant immédiatement la précédente, dessinée au même grossissement.

Le tube hydrophore anal *h* est nettement engagé dans les parois du corps et se prolonge en un sac hydrophore *sh*, résultant simplement de l'amincissement de ses parois. Le sac hydrophore lui-même a pour prolongement vers l'extérieur l'entonnoir vibratile s_1 qui s'ouvre au dehors. (V. *fig.* 64, *pl.* 7, et son explication.)

Fig. 58. — Fragment d'une coupe de la paroi du corps d'une larve un peu plus avancée que la précédente. (Obj. 3, oc. 1, tube tiré.) — Le bourgeon *xi* est venu se mettre en rapport avec le sac hydrophore dans lequel s'ouvrent d'une part le tube hydrophore h_1, d'autre part l'entonnoir vibratile s_1.

Fig. 59. — Coupe verticale entre la bouche et l'anus dans la paroi du corps d'une très jeune *Antedon* libre dont les bras n'ont encore que cinq pinnules. (Obj. 3, oc. 1, tube tiré, Vérick.) Le sac hydrophore *sh* intercalé entre le tube hydrophore anal *h* et son pavillon vibratile s^1 a pris un développement vertical énorme ; le bourgeon terminal *xi* du canal péribuccal s'est converti en un canal s'ouvrant dans le sac hydrophore, de sorte que l'eau entre maintenant, par l'intermédiaire de l'entonnoir vibratile s^1 et du sac péritonal sh^1 : 1° dans l'anneau ambulacraire et les canaux qui en dépendent ; 2° dans le système des canaux d'irrigation du tube digestif et de la cavité générale.

Fig. 60. — Coupe dans une portion de la paroi supérieure de corps d'une très jeune *Antedon* n'ayant encore que deux pinnules, montrant un bourgeon terminal *x*, d'un canal d'irrigation *i* en train de pénétrer dans les parois du corps pour s'ouvrir au dehors en un entonnoir vibratile. (V. la *fig.* 65, *pl.* VII, et son explication.) (Obj. 7, oc. 1, tube tiré, Vérick.)

Fig. 61. — Coupe verticale à peu près parallèle au plan vertical ano-buccal à travers le corps d'une jeune *Antedon rosacea* n'ayant encore que cinq pinnules à chaque bras. (La même qui a fourni la figure 59.) (Obj. 0, oc. 1, tube tiré, Vérick.)

Une branche *io* de l'appareil d'irrigation encore peu développé met le fond du sac hydrophore sh^1 en communication avec le canal *ig* collatéral au stolon génital, et par lui avec le canal coronaire inférieur *i*. Il n'y a pas encore de sac viscéral ; la cloison de séparation entre la cavité sous-tentaculaire et la cavité dorsale des bras se prolonge en *mc* entre le stolon génital et le sac stomacal.

Fig. 62. — La coupe suivante dans le même individu ; elle précède immédiatement la coupe à laquelle a été empruntée la figure 59, et l'on voit en s^1 et *s h* une partie de l'entonnoir vibratile anal et de son sac hydrophore. — La partie importante de cette figure est celle qui montre le stolon génital *g* se prolongeant de manière à

pénétrer dans le bras B pour en former le rachis génital *go;* la cavité génitale *cg* est en voie de formation et n'est encore limitée que par des trabécules isolés, irrégulièrement disposés de manière à ne former qu'une sorte de membrane à larges fenêtres.

Fig. 63. — Portion grossie de la figure précédente montrant le rachis génital du bras B en continuité avec le stolon génital. (Obj. 2, oc. 1, tube tiré, Vérick.)

PLANCHE VII.

Fig. 64. — Coupe entre la bouche et l'anus de la paroi du corps d'une jeune larve phytocrinoïde d'*Antedon rosacea*, montrant la totalité du tube hydrophore *h*, contenu dans une expansion de la paroi du corps et en continuité immédiate avec le sac hydrophore *sh*'. (Vérick, obj. 3, oc. 1, tube baissé.)

La larve à laquelle cette figure est empruntée ne possède encore que trois tubes hydrophores et trois entonnoirs vibratiles correspondants.

Fig. 65. — Coupe verticale dans le tégument de la paroi supérieure du corps de la jeune *Antedon* à cinq pinnules qui a déjà fourni les figures 59, 61, 62 et 63. Cette coupe montre deux entonnoirs vibratiles *s'*, *s''*, en continuité directe avec des canaux d'irrigation, et dont l'un est indépendant du système des tubes hydrophores auquel se rattachent les cinq premiers entonnoirs vibratiles.

Fig. 66. — Coupe dans l'anneau ambulacraire et la paroi du corps d'une jeune larve phytocrinoïde : le plancher inférieur de l'anneau ambulacraire présente un bourgeon *xh* destiné à former un tube hydrophore. Ce bourgeon se prolonge dans la paroi du corps en un autre bourgeon *xs* destiné à former le sac hydrophore et le pavillon vibratile correspondants. (Vérick, obj. 7, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 67. — Coupe dans la paroi du corps et l'anneau ambulacraire d'une larve phytocrinoïde montrant un stade plus avancé du développement d'un appareil hydrophore. Le tube hydrophore *h* est encore très court et très rapproché de la paroi du corps; le sac hydrophore *hs* contenu dans les parois du corps a une structure presque semblable à celle du tube. (Vérick, obj, 7, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 68. — Coupe dans le plancher buccal, l'anneau ambulacraire et la paroi latérale du corps d'une larve phytocrinoïde. Le canal péribuccal d'irrigation est en voie de formation; il se divise en trois branches, l'une terminée par un bourgeon libre *xi*, destiné à se mettre en rapport avec le tube hydrophore anal; les deux autres s'anastomosant avec le canal coronaire supérieur. (Vérick, obj. 7, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 69. — Coupe longitudinale dans la portion supérieure du stolon génital *g* — *ig* canal collatéral — *xi* cordon cellulaire qui paraît continuer le stolon génital, mais en est séparé par la membrane fibreuse *mf* et contribuera à former une partie de l'appareil d'irrigation — π, éléments fusiformes en voie de division et de migration des membranes de la cavité générale *ms* et *mg*. (Vérick, obj. 8, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 70. — Éléments contractiles multipolaires de la paroi du corps de la larve cystidéenne représentée planche III, figures 19 à 25. (Vérick, obj. 7, oc. 1.)

Fig. 71. — Eléments à trois prolongements dont l'un constitue un trabécule traversant

l'anneau ambulacraire, les autres contribuant à former la couche fibreuse des tentacules. (Même grossissement.)

Fig. 72 et 73. — Œufs segmentés, à l'état de blastosphère, attachés à une *Antedon rosacea* venant de pondre.

PLANCHE VIII.

Fig. 74. — Coupe longitudinale à travers la membrane buccale et la partie supérieure du corps d'une jeune *Antedon rosacea* libre, mais n'ayant encore que deux pinnules à chaque bras. La même a déjà fourni la figure 60. Le canal collatéral du stolon génital *ig* se montre ici en continuité avec le canal péribuccal *ib;* ce dernier fournit en outre trois bourgeons *xi* qui descendent le long du stolon génital et contribueront à former autour de lui l'ensemble de canaux qui l'ont fait désigner par Ludwig soit comme un *cœur*, soit comme le réseau central de l'appareil vasculaire. (Vérick, obj. 8, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 75. — Coupe à travers la membrane buccale tangentielle à l'anneau ambulacraire *et — nt*, couche considérée par les auteurs comme un anneau nerveux. (Voir en tête de l'explication des planches la signification des autres lettres.) (Vérick, obj. 7, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 76, 77 et 78. — Trois coupes successives parallèles au plan vertical ano-buccal d'une *Antedon rosacea*. Le sac viscéral *mv* est en voie de formation, mais encore représenté par des trabécules plus serrés à égale distance de la paroi du sac stomacal et de la paroi du corps; les cordons génitaux *go* sont en voie de constitution.

Fig. 79 et 80. — Deux coupes successives prises un peu plus loin montrant un stolon génital engagé dans un bras et un bourgeon de l'appareil d'irrigation *xi*.

PLANCHE IX.

Fig. 81. — Coupe à travers la paroi du corps d'une jeune larve phytocrinoïde montrant les éléments des bandes mésodermiques *em* en voie de migration et devenant les éléments π de la paroi du corps et ceux des trabécules *ms*. (Vérick, obj. 8, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 82. — Coupe à travers la partie inférieure d'une jeune larve phytocrinoïde montrant un cirre A, en voie de formation; les six chambres de l'organe cloisonné sont déjà formées; la chambre centrale et deux chambres latérales sont visibles. (Vérick, obj. 3, oc. 1.)

Fig. 83. — Coupe à travers la membrane buccale et la partie supérieure du stolon génital d'une larve phytocrinoïde montrant les éléments Ψ se transformant en fibres et déjà disposés en membranes tandis que d'autres Ψ sont demeurés indépendants. (Obj. 8, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 51. — Structure des membranes de la cavité générale chez les larves phytocrinoïdes; *n, em,* éléments péritonéaux et éléments mésodermiques en voie de migration et formant les éléments bipolaires π et les fibres ξ. (Même grossissement.)

Fig. 85. — Coupes à travers la membrane buccale d'une larve phytocrinoïde : φ, épithélium vibratile de la membrane buccale ; φ', épithélium des tentacules; ξ, ξ', fibres de soutien (musculaires?); *nt*, anneau nerveux péribuccal des auteurs; ε, trabécules traversant le canal tentaculaire.

Fig. 86. — Coupe transversale d'un tentacule : *k*, papille; φ', cellules épithéliales sensitives; ξ, fibres de soutien; σ, éléments formant sur le vivant une couche protoplasmique contractile.

Fig. 87. — Coupe longitudinale à travers un canal ambulacraire: η, épithélium vibratile ; *nt*, nerf ambulacraire des auteurs; *x*, gros trabécule se réfléchissant dans la couche considérée comme un nerf ambulacraire ; ε, trabécules ordinaires continus avec la bandelette fibreuse située au-dessous de la couche dite nerveuse. (Vérick, obj. 8, oc. 1, tube baissé.)

Fig. 88. — Infusoire parasite des *Antedons*.

PLANCHE X.

Fig. 89 et 90. — Deux coupes successives longitudinales à travers une jeune larve phytocrinoïde à bras naissants. La coupe 90 montre les rapports des cavités des bras naissants, *cst* et *cd*, avec les deux étages *v* et *d* de la cavité générale.

Fig. 90 à 100. — Ces figures montrent les divers états par lesquels passent successivement la cavité des bras. (Voir l'explication des lettres.) On remarquera les faibles dimensions que conserve longtemps la cavité dorsale *cd*, l'apparition tardive de la cavité génitale et de la cloison verticale de la cavité sous-tentaculaire.

Paris. — Société d'imp. PAUL DUPONT, 41, rue Jean-Jacques-Rousseau (Cl.) 171.10.86.

Organogénie de l'Antedon rosacea, Linck

Organogénie de l'Antedon rosacea, Lmck

Organogénie de l'Antedon rosacea, Linck.

Archives du Museum D'Hist

Organogénie de l'Antedon rosaceus

rmier et C. Pichard del

Organogénie de l'Antedon rosaceus Linck

G. MASSON, Éditeur, 120, Boulevard Saint-Germain, PARIS

LES COLONIES ANIMALES
ET LA FORMATION DES ORGANISMES

PAR

M. Edmond PERRIER.

Professeur au Muséum d'histoire naturelle.

Un vol. avec planches et nombreuses figures dans le texte, **18** fr.
Le même ouvrage richement cartonné, **22** fr.

LES BATRACHOSPERMES

ORGANISATION,
FONCTIONS, DÉVELOPPEMENT, CLASSIFICATION

PAR

M. S. SIRODOT

Doyen de la Faculté des Sciences de Rennes.

Ouvrage gr. in-4°, accompagné de 50 planches gravées d'après les dessins de MM. Sirodot et Bezier, cartonné, **160** fr.

LES OISEAUX DE LA CHINE

PAR

M. l'abbé Armand DAVID. M. C.

Ancien missionnaire en Chine, correspondant de l'Institut, du Muséum d'histoire naturelle, etc.

et E. OUSTALET

Docteur ès sciences, aide-naturaliste au Muséum, membre correspondant de la Société zoologique de Londres.

Un vol. de texte de VII-573 pages et 1 atlas de 121 planches dessinées par M. Arnould, et coloriées avec soin au pinceau. Paris, 1878. 2 vol. grand in-8°, reliure de luxe, fers spéciaux. Prix, **150** fr.

LE MONDE DES PLANTES
AVANT L'APPARITION DE L'HOMME

Par le comte de SAPORTA

Correspondant de l'Institut.

Paris, Un très beau volume grand in-8°, avec 13 planches dont 5 en couleur et 118 figures dans le texte, **16** fr.
Avec reliure, fers spéciaux, tranches dorées, **20** fr.

A PROPOS DES ALGUES FOSSILES

Par le marquis de SAPORTA

Correspondant de l'Institut.

Un volume in-4° avec 10 planches lithographiées, **25** francs.

Annales des Sciences naturelles

COMPRENANT LA *ZOOLOGIE* ET LA *BOTANIQUE*

Zoologie, publiée sous la direction de MM. H et Alph. Milne-Edwards.

Botanique, publiée sous la direction de M. Van Tieghem, membre de l'Institut.

Il paraît chaque année de chacune des parties 2 volumes grand in-8°, avec les planches correspondant aux mémoires. Chaque volume est publié en six cahiers.

PRIX DE L'ABONNEMENT ANNUEL A CHAQUE PARTIE :

Paris..... **30** fr.
Départements et Union postale..... **32** fr.

LES ORGANISMES PROBLÉMATIQUES
DES ANCIENNES MERS

Par le marquis de SAPORTA

Correspondant de l'Institut.

Un vol. in-4° avec 13 planches lithographiées et plusieurs figures intercalées dans le texte, **25** fr.

PLANTÆ DAVIDIANÆ
EX SINARUM IMPERIO

Par M. A. FRANCHET

Attaché à l'herbier du Muséum.

Première Partie. — Plantes de Mongolie, du nord et du centre de la Chine. 1 vol. in-4° avec 27 planches. **50** fr.

ILLUSTRATIONES
FLORÆ INSULARUM MARIS PACIFICI,

AUCTORE

E. DRAKE DEL CASTILLO

Fasciculus Primus, in-4°, tabulæ I-X..... **12** fr.
Fasciculus Secundus, tabulæ XI-XX..... **12** fr.

ATLAS DE LA FLORE DES ENVIRONS DE PARIS

OU

Illustrations de toutes les espèces des genres difficiles
et de la plupart des plantes litigieuses de cette région,

Avec des notes descriptives et un texte explicatif en regard,

PAR MM. E. COSSON & GERMAIN DE SAINT-PIERRE

Docteurs en médecine, Auteurs de la *Flore des environs de Paris.*

Un vol. gr. in-8° avec 47 planches comprenant 659 figures dessinées d'après nature, par MM. Germain de Saint-Pierre, A. Riocreux et Ch. Cuisin. Cartonnage dos toile, plats papier..... **20** fr.
Demi-reliure maroquin..... **25** fr.

COMPENDIUM FLORÆ ATLANTICÆ
SEU METHODICA PLANTARUM OMNIUM IN ALGERIA

Flore des États barbaresques : Algérie, Tunisie, Maroc,

Par **M. E. COSSON**, Membre de l'Institut

TOME PREMIER, PREMIÈRE PARTIE : **Historique et Géographie.**
1 vol. in-8° avec 2 cartes coloriées. **15** fr.

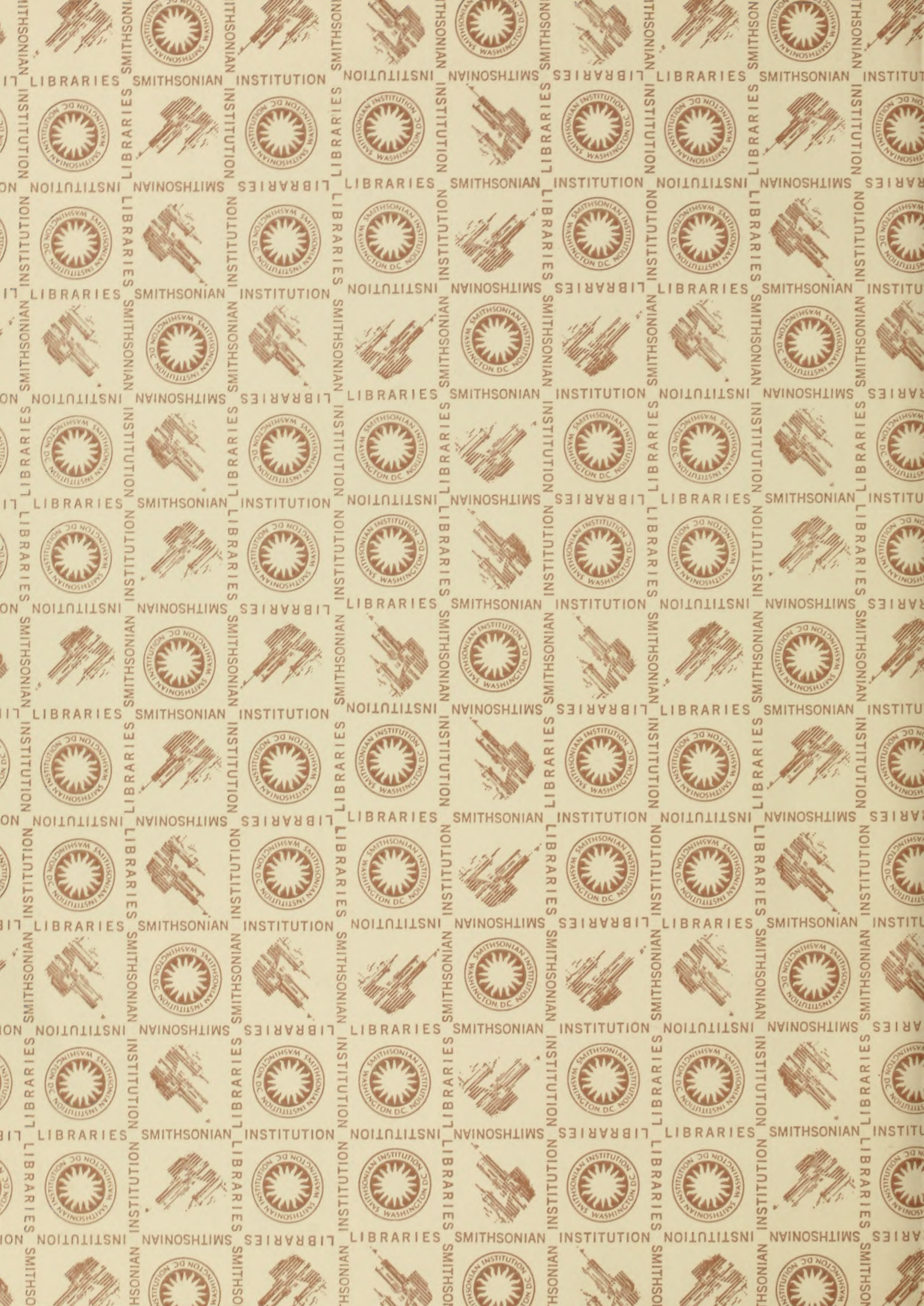
ILLUSTRATIONES FLORÆ ATLANTICÆ

SEU ICONES PLANTARUM NOVARUM,
RARARUM VEL MINUS COGNITARUM IN ALGERIA NECNON IN REGNO TUNETANO ET IMPERIO MAROCANO NASCENTIUM.
IN COMPENDIO FLORÆ ATLANTICÆ SCRIPTARUM

Par **M. E. COSSON**, Membre de l'Institut.

Fascicules I et II. — In-folio avec 25 planches gravées, chaque fascicule..... **25** fr.

Paris. — Soc. d'imp. PAUL DUPONT 41, rue J.-J.-Rousseau (Cl.) 179.10.86.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00579 2387